

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Ecología y gestión de las poblaciones de cérvidos, ciervo
(*Cervus elaphus*), gamo (*Dama dama*) y corzo (*Capreolus
capreolus*), en los Quintos de Mora (Montes de Toledo)**

TESIS DOCTORAL

**Georgina Alvarez Jiménez
1999**



BIBLIOTECA

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I. ZOOLOGÍA

**Ecología y gestión de las poblaciones de cérvidos, ciervo
(*Cervus elaphus*), gamo (*Dama dama*) y corzo (*Capreolus
capreolus*), en los Quintos de Mora (Montes de Toledo)**



618127976
124777213

Memoria presentada por Georgina Alvarez Jiménez para optar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas. Este trabajo ha sido dirigido por el Dr. Tomás Santos Martínez, Profesor Titular del Departamento de Biología Animal I (Zoología), de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid.

Madrid, 14 de diciembre de 1999

Georgina Alvarez Jiménez

Fdo.: Georgina Alvarez Jiménez

VºBº: Tomás Santos Martínez

A Laura

*“Por eso me llamo Atreyu, que quiere decir, en palabras
del Gran Lenguaje: Hijo de Todos”.*

*“Guárdala a partir de este día
y prosigue tu ruta en buen hora.*

*Al llegar el momento adecuado,
búscala por el mar olvidado,*

*muéstrala como es, como suena,
otra vez a la luz y a los vientos.*

*Sólo tu, con palabra serena,
lograrás aliviar...”.*

Michael Ende,
La historia interminable

Agradecimientos

Comienzo estas palabras de agradecimiento disculpándome por el uso flexible y dilatado de la pluma en este momento, para dar rienda suelta a la emoción y caluroso reconocimiento de las intensas situaciones vividas en estos largos años, en los que he dejado parte de mi en la preparación de esta Tesis. Me extiendo aquí como mi amigo Ramón hubiese querido que hiciese en muchas partes del texto, de redacción mucho más agarrotada, fruto del estilo "paper" y del agotamiento sufrido en los últimos tiempos.

A pesar de los años transcurridos, guardo un precioso y entrañable recuerdo de los dos años que viví en Quintos de Mora, y durante los cuales efectué el trabajo de campo, que constituía parte de mi trabajo como bióloga, funcionaria del Estado. Aunque la recepción inicial en Quintos de Mora, no fue especialmente acogedora, en lógica respuesta a recibir repentinamente a una alienígena-bióloga, en un mundo de culto al forestal, poco a poco fui ganando confianza y amistad con todo el personal de esta finca. Si al principio se encontraban recelosos por mis extrañas técnicas de trabajo: recolección de "cagarrutas", marcaje de transectos de muestreo, censos de madrugada, etc., al cabo de no mucho tiempo los agentes forestales comenzaron a colaborar, primero a hurtadillas, pero después con amplia simpatía, que denotaba un atisbo de complicidad en lo que queríamos por encima de cualquier recelo, el monte.

Las capturas nocturnas de ciervo constituyeron momentos apasionantes para mí. Respirábamos juntos las sensaciones más humanas ante el riesgo: el miedo, la debilidad, la valentía, la fuerza, la astucia; un espectáculo impresionante de sombras, luces dirigidas en la noche, silencio y espera, gritos de aviso, carreras vertiginosas de los animales que se te echaban encima, la técnica y destreza del agarre, el olor del monte húmedo y, por fin, la calma después de la frenética faena. Quiero agradecer a José Ramírez, a Justi, a Juan Luís, a Félix, a Enrique, a Mere, a Antonio, a Nati y a Paco, por su compañerismo, sus enseñanzas sobre el campo y su intuición, forjada a fuerza de patear entre las jaras y brezos. Hasta a Benito, al que alguna vez se le escapaba una sonrisa retenida.

José Manuel de Sebastián, entonces director de Quintos de Mora, me prestó su apoyo para formar un equipo de trabajo; me facilitó la vivienda y oficina y me dio libertad para organizar mis proyectos de estudio y gestión de ecosistemas. Sin su confianza y flexibilidad no habría podido emprender y desarrollar los objetivos que me propuse, por lo que le hago llegar mi sincero y principal agradecimiento, que fue desvaído en un principio, pero sólido y maduro al término de mi estancia allí.

De mis dos años de residencia en la casa forestal recuerdo con cariño a Santiago y el riquísimo pisto manchego y otros manjares con los que me obsequiaba de vez en cuando, para animar mis prosaicas comidas; a Aurora, con la que charlaba al atardecer; a Jose, y a Belén, siempre animosa y lanzada a buscar ocupaciones y entretenimientos. Isabel me cedía amablemente su casa para hablar por teléfono, Angelines me invitaba cada vez que requería los servicios de Enrique, y Marina desprendía sosiego y seguridad, y adornaba maravillosamente el porche de su casa, siempre llena de flores. Y a Tere. Emiliana y Eloy estaban siempre pendientes de ofrecerme su hospitalidad, y con

ellos mantenía largas charlas sobre otros lugares de los Montes de Toledo de donde ellos procedían.

No quería dejarme en el tintero a D. Florentino Pérez, veterinario ya jubilado, que durante años vigiló de cerca la salud y condiciones de las perdices y me cedió amablemente su despacho en la granja. Espero que me haya perdonado por el traslado de la cabeza disecada de avutarda que él tenía amorosamente colocada en la pared, justo detrás de la silla de trabajo, pero que a mí me producía repelucos cada vez que levantaba la cabeza de los papeles. Allí en la granja encontraba ayuda para el traslado de materiales, información sobre el estado de las perdices, me facilitaban los datos meteorológicos y encontraba ratos de asueto paseando o sentada a la puerta de una casa sobre algún serijo hecho por Eusebio. Me gustaba verle tejer el esparto o la cuerda y él lo agradecía, hasta el punto que cuando nació mi hija Laura me regaló un serijo forrado de piel de jineta (que todavía conservo con cariño), el cual agradecí sinceramente, aunque consternada, después de haber insistido tantas veces que no se capturasen “alimañas”. Alfredo, Francisco, Eusebio, Félix, Goya y Pili me ofrecieron siempre su amistad. Con Justi y Mari me compenetré enseguida, al poco de llegar; ellos realmente dulcificaron los momentos amargos del comienzo; especialmente, Mari, que desprendía viveza y entusiasmo, y a la que recuerdo constantemente.

El vínculo entre la granja y el poblado de la casa forestal lo conseguía una entrañable y maravillosa persona, Octavio, que cuidaba los animales estabulados, si bien dedicaba especial cariño al cuidado de los gabatos que se recogían del monte para repoblar otras fincas. El los sacaba adelante con sus biberones diarios, y yo disfrutaba viéndole hacerlo todo con absoluta dedicación. Coincidíamos muchas veces en el camino de la granja al poblado, y aprovechaba para enseñarme la huerta y contarme las novedades de la producción casera. Octavio se nos fue, pero sus consejos y su serenidad me vienen una y otra vez a la memoria.

Los niños pusieron siempre la tónica de alegría y bullicio en este pequeño poblado, aislado en medio del monte mediterráneo. Alternaban la escuela y los juegos, y, con cierta frecuencia, alguno me acompañaba un poquito por los caminos cuando iniciaba los censos. Recuerdo a Alfredito, Raúl, Enriquito, Fernando y Esmeralda, aunque quiero agradecer especialmente a Guadalupe su compañía en la oficina, pero sobre todo su curiosidad por oler y aprenderlo todo. Los mayores comenzaban a trabajar en el campo, los Joses y Miguel, o compaginaban la casa y la escuela, como Mari Mar. Sin embargo, dos de ellas se significaron especialmente, Carmen y Amparo.

Tengo que agradecer a los padres de Carmen López y de Amparo Aceituno y a José Manuel que les permitieran trabajar conmigo, pero, sobre todo, a ellas el interés y responsabilidad que mostraron siempre. Carmen sobresalía por su habilidad en el campo y su magnífica capacidad de identificación de los animales, así como Amparo por su ejemplar rigor en el registro de medidas y otros datos, constancia y tremenda permeabilidad para aprender; ambas constituyeron realmente el soporte fundamental de los trabajos de campo y laboratorio que han dado lugar a esta Tesis. Complementaban el equipo Juan Luís Expósito, agente forestal que coincidió conmigo en la incorporación al Centro y, que a pesar de su juventud, sabía muy bien lo que se hacía, trabajando con mucha profesionalidad en la recolección de datos. Y Ambrosio, famoso donde los haya por su olfato cervuno y de otros bichejos, combinaba las técnicas de estudio y

conservación los días laborales, con los trabajos cinegéticos propios de su mundo, los fines de semana.

Fernando Gómez Manzaneque colaboró generosamente en nuestros trabajos, encargándose del catálogo botánico, y José Ramos trabajó duramente en el laboratorio con la identificación de restos vegetales de los excrementos de cérvidos, preparó un informe sobre alimentación de ciervo y gamo y, posteriormente, trabajó en el campo con diversas labores de seguimiento de fauna. Dori y Encarna, ambas Martínez, nos enseñaron las técnicas de preparación de epidermis, analizaron los contenidos estomacales y colaboraron en la redacción del artículo de relaciones entre dieta y morfología. Mi amiga Rosa me enseñó la técnica de tinciones y de cortes de diente para datar la edad de los animales, trabajo que yo no pude hacer finalmente, pero que retomaron Amparo y Carmen dirigidas por Violeta, el equipo de ETI y Carlos; con el asesoramiento de Mauro sobre parámetros sanguíneos y recogida de muestras de órganos, se completó el trabajo de laboratorio.

Encontré agradable compañía en Gregorio, al mando de su cuadrilla de motoserristas, Eduardo, los piñeros y multitud de personas que regularmente goteaban por allí con motivo de algún trabajo eventual, reuniones o actividades varias. Entre otras actividades que formaban parte de la gestión del monte, me viene a la cabeza un recuerdo muy grato, las batidas por el monte junto a los “perreros” y perros; momentos de gozo que finalizaban al llegar la hora de ver el espectáculo de los animales muertos, el penoso trabajo de la desvisceración, realizada con portentosa habilidad por Ambrosio, y la recolección de medidas y muestras de los animales cazados, en la que colaboraban Juan Luís, Carmen y Amparo. Los agentes forestales, Eloy, Antonio y otros trabajaban recogiendo, transportando y pesando a los animales, mientras los cazadores aguardaban pacientemente que termináramos nuestro trabajo para dar fin a su jornada de gancho o montería. El veterinario y algunos analistas nos ofrecían posteriormente los resultados clínicos.

Los niños y profesores de las escuelas de los pueblos vecinos nos proporcionaron, con sus visitas, la oportunidad de compartir unos minutos de atención a la naturaleza mientras sugería a los pequeños los misterios de algo tan valioso que merece disfrutar y conservar para el futuro. Experiencias que se integraron en los objetivos de nuestros proyectos de trabajo y animaron a continuar con ellos.

Deseo terminar este repaso de la memoria sobre Quintos de Mora dando las gracias de forma muy personal a las mujeres que vivían allí, sacrificadas a las condiciones de trabajo de los hombres, sin salir apenas de sus casas, salvo para ir al pueblo algún que otro fin de semana. Mujeres que fueron el sustento del poblado y los Quintos, y a las que agradezco aquel paseo loco que hicimos en Land Rover, en el que las llevé a conocer el monte por primera vez, asustadas por el qué dirán, pero riendo espontáneamente por la travesura y aventura de adentrarse, apenas cinco kilómetros, por la espesura.

Mi madre ha sido, indudablemente, sin ni siquiera saberlo, la instigadora silenciosa de mi indomable deseo por conocer y llegar “al final”. De pequeña me insistió hasta la saciedad, contra viento y grandes mareas, sobre la importancia que tenía estudiar y aprender a valerse por uno mismo. Después ha sido mía la responsabilidad de la falta de medida en el tiempo y métodos de centrifugación de lo que se ha llamado Tesis, que

dedico, en consecuencia, y de forma compartida, a mi madre. Llani (mi hermana) y mi padre me apoyaron y ayudaron mucho en mis inicios en Quintos de Mora y en mi empeño por conseguir el destino que me correspondía.

Los trabajos que inicié en Quintos de Mora no fueron diseñados para constituir una Tesis, sino como a mi juicio consideré que debía iniciarse el estudio y gestión de las poblaciones de ungulados. Por este motivo vierto mi especial agradecimiento en el director de mi anterior Tesis, Tomás Santos, quién comprendiendo la dificultad de la situación al término de mi estancia en Quintos de Mora, me convenció para cambiar el tema y conformar la actual. Y le debo sobre todo mi agradecimiento por decidir continuar dirigiéndome esta Tesis, a pesar de quedar completamente fuera de su línea de investigación, lo que suponía un esfuerzo mucho mayor al habitual, ya de por sí muy importante dada su gran sentido de la responsabilidad ante el trabajo y los alumnos.

Camilo Jiménez me asesoró con infinita paciencia para sortear los problemas de los cálculos topográficos. El tratamiento informático de los censos de otoño que constituyen el material del Capítulo 1 pudo llevarse a cabo gracias a las facilidades ofrecidas por Javier Moro, Jefe de la Sección de Informática del Centro de cálculo del INIA, y de toda su plantilla; concretamente a Evelyn, por el valiosísimo y continuo apoyo técnico en la organización y selección de los datos para el buen uso del programa TRANSECT. Parte del análisis estadístico se realizó en la Cátedra de Vertebrados, ahora Departamento de Biología Animal I, desde donde se ha dirigido esta Tesis. Muchas gracias a Carlos Sáez-Royuela y a José Luis Tellería por sus críticas y consejos, y también a Paulino Fandos por su apoyo imprescindible.

Carmen López, Juan Luis Expósito y Ambrosio Ibáñez, pero especialmente Amparo Aceituno, colaboraron arduamente en el trabajo de campo de recolección y medidas de excrementos, que constituyó el material básico para el Capítulo 2. Así mismo, Eulalia Moreno, Paulino Fandos y Borja Heredia aportaron consejos y comentarios muy oportunos sobre el manuscrito; pero particularmente Tomás Santos y Luis María Carrascal contribuyeron con ideas y la revisión definitiva del texto.

Además del equipo de trabajo de Quintos de Mora, ya citado, Ramón Soriguer, Teodora Martínez y Encarna Martínez nos iniciaron en las técnicas de análisis de excrementos, y Fernando Palacios nos proporcionó el material necesario en la Unidad de Zoología Aplicada (El Encín, Madrid) para los análisis de alimentación de los Capítulos 3 al 6. A parte del Director de la Tesis, Begoña Peco y Pedro Jordano ofrecieron útiles sugerencias y mejoraron definitivamente el manuscrito del Capítulo 4 y Luis María Carrascal del Capítulo 5. La biomasa seca recogida en los campos de cereal, material del Capítulo 7, se determinó en el departamento de Biología Vegetal de la Facultad de Biología (Universidad Complutense), bajo la supervisión de Margarita Costa. Con respecto a este capítulo quiero agradecer especialmente a Elena Mina su asesoramiento técnico en nociones agrarias, y también a Tomás Santos, José Luis Tellería y Ramón Soriguer por sus puntualizaciones y sugerencias sobre el texto.

Los censos de cérvidos en los que se basan los Capítulos 8 y 9 fueron efectuados con la colaboración del equipo de trabajo de Quintos de Mora y, así mismo, las medidas de longitud de los hábitats interceptados por los transectos de censo. Además, quiero darle las gracias a Alfonso San Miguel y a su equipo de trabajo para el estudio y ordenación

de pastos de Quintos de Mora, y muy especialmente a Cristina Pérez-Carral por su ayuda en el reconocimiento de la nueva cartografía generada en los últimos años, guiada por Javier Zapata y Carlos Rodríguez Vigal. José Ramos me ofreció generosamente los últimos datos de censos de corzos. Ramón Soriguer me facilitó el uso del programa DISTANCE, y junto con Tomás Santos revisaron pacientemente la analítica y el texto.

El Capítulo 10 pudo realizarse gracias a la colaboración de Carlos Rodríguez Vigal y Violeta Sanz de la Torre. Carlos me proporcionó las series de datos demográficas y de condición corporal que, junto con las obtenidas durante los años 1986 y 1987, constituyeron el material para el análisis comparado de este estudio. Ambos estuvieron dispuestos en todo momento a resolver las múltiples dudas que me surgieron en la interpretación de los datos y respecto a las variables de condición corporal. Por otra parte, José Ramos y Carlos elaboraron con rigor los Planes Técnicos de Caza y pusieron todo su empeño en que se cumplieran año tras año, lo cual, lamentablemente, no siempre consiguieron. A ellos, y también a José Manuel de Sebastián, debo mi más sincero agradecimiento por la aplicación de las recomendaciones que surgieron de los primeros trabajos que conforman esta Tesis y felicitación por los resultados de la mejora de la condición corporal y parámetros demográficos, especialmente clara hasta 1996.

La descripción histórica de los acontecimientos y de los diferentes usos del monte de Quintos de Mora se ha basado en conversaciones con José Manuel de Sebastián y Carlos Rodríguez Vigal, así como en la lectura de documentos archivados, que pusieron a mi disposición amablemente José Manuel Mangas y Pepe Lara con el equipo de archivos (Ramón, M^a Jesús y Mercedes). Otros compañeros como José Manuel Vázquez y Eugenia María, me animaron con asiduidad, y Enrique Alonso me insistió en ponerme los últimos plazos para terminarla y se interesó por su contenido.

Mi primo Pedro, Alicia y Rafa Borrego han aportado un gran esfuerzo en la edición de todo el manuscrito, y Rafa González, Fátima y Mikel me ayudaron a resolver diversas dudas informáticas.

No obstante, además de las personas reseñadas y de alguna que, por el tiempo transcurrido, no haya sido capaz de recordar, no puedo dejar de mencionar a mis familiares y a los muchos amigos que a lo largo de estos años han seguido las vicisitudes de la elaboración de esta Tesis y, particularmente, se han interesado o, incluso, han medido y sufrido los altibajos en mis constantes vitales. Deseo que me perdonen aquellas personas a las que no cite expresamente, dado que han sido numerosas, pero quiero destacar el apoyo continuo de Ana Almazán, de Olga, de Maite, de Paco, de Angel, de Isabel, de Margarita, de Fátima, de Charo, de Beni, de Carmen Martínez, de Paloma, de Telle, de Rosa, de José Manuel, de Juanito, de Quico y de Coro; de Luis Domínguez, que me animó, con su ejemplo, a dar el impulso final; y muy especialmente de Lali, de Chelo, de Obelix y de Teresa, que han soportado grandiosas palizas.

Con independencia de la dirección de esta Tesis, le debo a Tomás la infinita paciencia que ha demostrado al aguantarme sumergida con muchísima frecuencia en las sombras de una montaña de trabajo muy pesada y retorcida, con su correspondiente influencia en la vida familiar. Mis hijas han nacido con la Tesis de su madre; Marina, la más pequeña, lo ha notado en el tiempo de juego y de atención exclusiva, y aunque lo ha llevado

silenciosamente, yo sé que me espera con anhelo. Laura, sobre todo, me ha cuidado y me ha comprendido, porque durante sus once años de Tesis, desde que nació, hemos tenido tiempo de intercambiar muchos secretos. Creo que ella se merece mi mayor agradecimiento, y solo espero que si alguna vez se plantea hacer una Tesis, no la rechace al recordar la de su madre.

INDICE	
PRESENTACIÓN:	1
CAPÍTULO 1: PROBLEMAS ASOCIADOS A LA APLICACIÓN DEL TRANSECTO LINEAL PARA EL CENSO DE LAS POBLACIONES DE CÉRVIDOS	
Resumen	19
1.1. Introducción	
1.2. Area de estudio	20
1.3. Material y métodos	
1.4. Resultados	20
1.4.1. Efecto de la visibilidad sobre la detectabilidad	26
1.4.2. Efecto del tamaño de grupo sobre la detectabilidad	27
1.4.3. Efecto del movimiento de los animales sobre la detectabilidad	28
1.4.4. Densidades de ciervo y gamo	30
1.5. Discusión	31
Bibliografía	34
Apéndice	38
CAPÍTULO 2: VARIACIÓN MORFOLÓGICA E IDENTIFICACIÓN DE EXCREMENTOS DE CÉRVIDOS	
Resumen	45
2.1. Introducción	46
2.2. Material y métodos	47
2.3. Resultados	
2.3.1. Clasificación de la morfología media anual de excrementos	52
2.3.2. Clasificación estacional de los excrementos por sexos y especies	53
2.3.3. Clasificación de los excrementos "test"	57
2.4. Discusión	59
Bibliografía	62
CAPÍTULO 3: ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS DEL CIERVO	
Resumen	65
3.1. Introducción	66
3.2. Area de estudio	67
3.3. Material y métodos	69
3.4. Resultados	
3.4.1. Dieta global	71
3.4.2. Dieta por biotopos	74
3.4.3. Dieta por sexo y edad	78
3.4.4. Dieta por sexos, edades y biotopos	83
3.5. Discusión	86
Bibliografía	97
Apéndices	103

CAPÍTULO 4: DIETA INVERNAL DE LOS MACHOS DE CIERVO Y SU RELACIÓN CON LA MORFOLOGÍA Y EL HÁBITAT	
Resumen	107
4.1. Introducción	108
4.2. Area de estudio	109
4.3. Material y métodos	110
4.4. Resultados	
4.4.1. Composición de la dieta	112
4.4.2. Relación entre dieta y morfología	113
4.5. Discusión	119
Bibliografía	122
Apéndices	127
CAPÍTULO 5: VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA DE MACHOS, HEMBRAS Y CRÍAS DE GAMO	
Resumen	131
5.1. Introducción	132
5.2. Material y métodos	133
5.3. Resultados	
5.3.1. Dieta anual y variación estacional	135
5.3.2. Variación de la dieta por sexo y edad	137
5.3.3. Composición específica de la dieta	141
5.4. Discusión	143
Bibliografía	146
Apéndice	149
CAPÍTULO 6: DIETA DEL CORZO	
Resumen	153
6.1. Introducción	154
6.2. Material y métodos	154
6.3. Resultados y discusión	
6.3.1. Dieta anual y comparación con otras áreas	155
6.3.2. Variación estacional	158
Bibliografía	160
CAPÍTULO 7: EL USO DEL CEREAL POR LAS POBLACIONES DE CÉRVIDOS	
Resumen	163
7.1. Introducción	164
7.2. Area de estudio	165
7.3. Material y métodos	165
7.4. Resultados	
7.4.1. Biomasa aérea de los cultivos	168
7.4.2. Evolución estacional de la biomasa aérea en el cultivo control	169
7.4.3. Importancia del cereal en la dieta	171
7.4.4. Uso comparado de la cebada y la avena	173

7.5. Discusión	175
Bibliografía	178
CAPÍTULO 8: VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA, DEL USO Y LA SELECCIÓN DE HÁBITAT DE LAS POBLACIONES DE CÉRVIDOS	
Resumen	183
8.1. Introducción	184
8.2. Material y métodos	186
8.3. Resultados	
8.3.1. Variación espacio temporal	192
8.3.2. Diferencias interespecíficas en el uso del espacio y del hábitat	196
8.3.3. Variación espacio-temporal: el período diario	205
8.4. Discusión	207
Bibliografía	218
Apéndices	225
CAPÍTULO 9: GREGARISMO EN CIERVO, GAMO Y CORZO	
Resumen	237
9.1. Introducción	238
9.2. Material y métodos	240
9.3. Resultados	
9.3.1. Variación espacio-temporal	245
9.3.2. Variación entre hábitats	251
9.4. Discusión	265
Bibliografía	273
CAPÍTULO 10: TENDENCIA DEMOGRÁFICA Y CONDICIÓN CORPORAL DE LA POBLACIÓN DE CIERVOS ENTRE 1986 Y 1998	
Resumen	279
10.1. Introducción	280
10.2. Material y métodos	283
10.3. Resultados	
10.3.1. Variación interanual de los parámetros demográficos	289
10.3.2. Caracterización de la condición corporal	292
10.3.3. Relaciones entre condición corporal, demografía y condiciones ambientales	297
10.4. Discusión	301
Bibliografía	309
Apéndices	316
CONCLUSIONES	323
RECOMENTADIONES PARA LA GESTIÓN	333

PRESENTACIÓN

Apuntes históricos sobre los cambios producidos en la conservación de la naturaleza y, particularmente, en el área de estudio, previos al comienzo de esta Tesis doctoral

En la primavera de 1986 fui destinada, por el Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA), entonces dependiente del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, a Quintos de Mora (Toledo). Junto con las incorporaciones producidas unos años antes debíamos formar un grupo de no más de veinte biólogos trabajando de forma específica en la gestión de la conservación de la naturaleza para la Administración Central, y casi podría decirse que para el conjunto de España, dado que por entonces la admisión de biólogos en las Administraciones Autonómicas apenas se había iniciado. Era la primera vez en la historia de estos montes que un profesional formado en ciencias biológicas se introducía en la dinámica de su gestión, dedicada al manejo forestal y cinegético. Las primeras tareas que se pusieron entonces en marcha, ofreciendo una nueva orientación a los planes de gestión del monte, constituyen el contenido de esta Tesis doctoral.

Los Montes de Mora, nombre originario de esta finca, se sitúan en la comarca de los Montes de Toledo, a caballo entre las cuencas del Tajo y del Guadiana. Se integran en la parte oriental del sistema de sierras, a las que se denomina cuerdas o morros, por ser menos elevadas (alrededor de los 1000 m) que las del arco septentrional. Comprenden parte de las elevaciones del Pocito (al sur) y de las Guadalerzas (al norte), separadas por el valle de las Navas, una llanura, la raña, originada por la deposición de sedimentos cuarcíticos de las laderas. La Sierra de Torneros, en las Guadalerzas, es atravesada por los barrancos de Valdeyernos y Valdeyernillos, mientras que la umbría del Pocito está seccionada longitudinalmente por el barranco de la Peña; todos ellos confluyen en el río de las Navas, que vierte al Bullaque, tributario del Guadiana (Muñoz 1976, Rodríguez Vigal y Pérez Castells 1997).

La vegetación de los Montes de Mora, encuadrada en la provincia Luso-Extremadurese (sector Toledano-Tagano), está dominada por dos formaciones fisionómicas: la durilignosa del *Quercus ilex*, principalmente en solanas y áreas degradadas, y la aesti-durilignosa del *Quercus lusitanica-Acer monspessulanum-granatense*, de carácter más húmedo, abundante en la raña y en la umbría. Encinares y quejigares, se complementan, de forma más localizada, con una escasa y aislada presencia de la serie mesomediterránea del alcornoque, pero también con las series meso y supramediterránea del roble melojo, así como con las representadas por el tamujo y el fresno en las riberas (Rodríguez Vigal y Pérez Castells 1997).

Los Montes de Toledo eran una propiedad particular del común de los vecinos de la ciudad de Toledo, adquirida al Rey Don Fernando III de Castilla en 1246 (Muñoz 1976). Entre ellos, los Montes de Mora, aunque situados en el término municipal de Los Yébenes, fueron cedidos en 1832 al Ayuntamiento de Mora. Por aquel entonces, la palabra “monte” no tenía un sentido orográfico, sino que significaba explotación agraria caracterizada por la conservación más o menos completa de la vegetación natural (Muñoz 1976). A los montes compuestos por encinas, alcornoques, coscojas, etc. se les denominaba monte alto, y no se les daba el valor de árboles como los pinos, robles y hayas, dado que los capitales invertidos en ellos daban réditos muy bajos. Los Montes de Mora debían ser, sin embargo, de muy buena calidad, ya que entre 1855 y 1859 la Junta Facultativa de Montes del Ministerio de Fomento consiguió su no enajenación ante la Junta Superior de Ventas del Ministerio de Hacienda, que se empleaba a fondo en el proceso de desamortización general iniciado con la Ley Madoz. Para ello se buscó amparo en la Real Orden de 5 de mayo de 1855, que “fijaba las zonas forestales en que era necesario conservar los montes, no solo para evitar la falta de combustible y de las maderas de construcción civil y naval, sino de ponerlos a cubierto de grandes intereses sociales relacionados con la producción del arbolado”, considerando, además, que “los privados descuajaban el monte para dedicar las tierras al cultivo agrario” (ICONA 1990). De esta manera, los Montes de Mora fueron incluidos en el primer inventario que recogía la información sobre todos los patrimonios forestales de titularidad pública existentes en España, la Clasificación General de Montes Públicos, de 1859 (ICONA 1990). En ella figuraban los Montes de Mora, con 6.400 ha de

quejigo, como especie dominante, y encina y madroño, especies subordinadas, como exceptuado de la desamortización por motivos de interés público. El Real Decreto de 22 de enero de 1862, así como la Ley de Presupuestos Generales del Estado de 1892-1893, facultaban a los respectivos Gobiernos a segregar del Catálogo de Montes Públicos, aprobado en el año 1862 (ICONA 1991a), y de sus revisiones (1877-1896), a los montes cuya especie arbórea dominante no fuera el pino, el roble o el haya, siempre que además constaran de más de 100 ha juntas, con respecto al primer Catálogo, o que ni por su importancia o su influencia en el régimen de las aguas, en el segundo, debieran estar exceptuados de la desamortización. Los Montes de Mora permanecieron exceptuados y, en la Rectificación del Catálogo de los Montes Públicos exceptuados de la desamortización (1877-1896), se consignan con 6803 ha, de las cuales, 6734 eran públicas y 69 eran privadas, siendo los linderos: al este el término municipal de Los Yébenes y al norte, oeste y sur, la provincia de Ciudad Real (ICONA 1991b).

En agosto de 1941, el Patrimonio Forestal del Estado elaboró una memoria de reconocimiento y valoración de los “Montes de Mora”, en la que se describían los aprovechamientos realizados por el Ayuntamiento de Mora y ofrecía una propuesta de mejoras para la obtención de una mayor renta. Los aprovechamientos que, en todo caso, venían fijados por el Distrito Forestal de Toledo, por ser monte de utilidad pública, se realizaban sobre pastos para unas 1500 cabras y 100 vacas, la caza mayor y menor y el cultivo agrícola, no existiendo aprovechamiento de leñas. Se efectuaban quemas que producían la desaparición de la jara y de las matas de roble y encina, para facilitar el tránsito del ganado, más que para aumentar la zona de pastos, que era realmente difícil por el tipo de terreno, por lo que el informe consideraba imposible que esa cantidad de ganado pudiera subsistir en el monte, salvo en los meses de primavera. Concluía el informe valorando la finca como improductiva, con vocación de coto de caza mayor y menor. Se planteaba un aprovechamiento ordenado del monte, para favorecer al cabrío a expensas del vacuno, limpiando la jara, al menos, en acotados que permitieran la invasión de otras especies de mayor valor nutritivo para el ganado. Consideraba la finca dividida en dos partes de monte de muy mala calidad, con terreno impropio para el cultivo agrícola, pero susceptible de un tratamiento como monte bajo a turno de 30 años, donde solo se

obtendrían beneficios del carboneo, que se emplearían en la mejora y regeneración del suelo; y una parte central (la raña) de suelo profundo que, previo descuaje de la jara y guía de resalbos de quejigo y encina, sería cultivada con trigo, de una calidad de secano de segunda, en una extensión de 1800 ha, y para lo que sería necesario contratar unos 100 obreros procedentes de Urda, Los Yébenes, Los Cortijos, y otros pueblos cercanos, que vivirían en chozos contruidos por ellos mismos (DGCONA inédito). Por entonces, en el monte solamente vivían dos guardas del Estado, pero no vivían obreros ya que Mora era un pueblo rico, y dentro de su término municipal la gente disponía de trabajo suficiente, bien en industrias o en labores agrarias especialmente olivareras

Con estos planteamientos, la finca fue adquirida por el Patrimonio Forestal del Estado en 1942, mediante escritura otorgada el 3 de marzo por el Alcalde presidente del Ayuntamiento de Mora, momento a partir del cual comienza a ser conocida con el nombre de Quintos de Mora. La nueva gestión se emprendió con arreglo a la legislación por entonces vigente, la Ley de Caza del año 1902 y la Ley de 10 de marzo de 1941 sobre el Patrimonio Forestal del Estado y Reglamento de ésta, del 30 de marzo del mismo año. La primera, clasificaba los animales, trataba del derecho de cazar y su ejercicio, los cercados y acotados, especificando instrucciones, entre otros, para la caza mayor y la caza de animales dañinos. Se comprendía bajo la acción genérica de cazar todo arte lícito y todo medio legal realizado sobre los animales fieros o salvajes y los amansados que perdían dicha condición. Excluía de esta calificación algunas aves insectívoras, por considerarlas beneficiosas para la agricultura, mientras que en el artículo 39, se daba entera libertad para la caza de animales dañinos, lobos, zorros, garduñas, gatos monteses, lince, tejones, etc., en todos los terrenos. Además, dictaba en su artículo 40: “Los alcaldes estimularán la persecución de las fieras y animales dañinos, ofreciendo recompensas pecuniarias a los que acrediten haberlos muerto”.

En lo que respecta a la gestión forestal, la Ley antes mencionada promovía el incremento del Patrimonio Forestal del Estado, instando al Instituto Nacional de Previsión para que colaborara en la obra de repoblación forestal de España. Las repoblaciones deberían ser de “ciclo corto y rendimiento probable”, bajo la Dirección del Patrimonio Forestal del Estado.

En las comarcas declaradas de “Interés Forestal” existía la obligación para los propietarios de predios forestales de repoblar sus fincas a partir del momento en que se lo requiriera la Dirección del Patrimonio. En el caso de los predios pertenecientes al Patrimonio, según el Reglamento de la Ley, el aprovechamiento y conservación debía de efectuarse con sujeción a proyectos de ordenación aprobados por el Ministerio de Agricultura o por planes provisionales. Esta legislación indujo la repoblación de los Montes de Mora con *Pinus pinea*, *Pinus pinaster* y, en menor medida, *Pinus halepensis*, la mayor parte en la raña, pero también en algunos cuarteles de la solana y de la umbría. La repoblación se realizó por siembra y plantación de brinzales de una savia. El empleo de ambos métodos y el exceso de semilla utilizada dieron lugar a una gran espesura (ETI 1993). Esta actividad fue respaldada por la Ley de 8 de junio, de Montes, la cual, a su vez, prescribe la necesidad del proyecto de ordenación o de un plan técnico adecuado para la explotación de los montes públicos, sometiéndose, los del Catálogo, a proyectos de ordenación económica.

A primeros de los 60 se construyó el poblado de viviendas con la escuela, en el que vivirían la guardería forestal, los caseros de la Casa Forestal y los capataces que se encargaban de los trabajos del monte y de la granja de perdices que se instaló en esas fechas. La finca comenzó a cercarse a principios de los 70 por el perímetro que lindaba con el término municipal de los Cortijos, al que prosiguió la linde con la finca de Las Navas, al este, y, posteriormente, el resto, alcanzando el perímetro de 36255 m a principios de los 80.

La publicación de la Ley de Caza, de 4 de abril de 1970, dió un giro transcendental al desarrollo de la actividad cinegética, al ofrecer una perspectiva mucho más racional y moderna. La Ley y su Reglamento, de 25 de marzo de 1971, clasificaron los terrenos de caza y dictaron normas para la protección, conservación y aprovechamiento de la caza, incluyendo su ordenación donde existieran varios cotos de caza mayor que constituyeran una unidad bioecológica y la inspección para vigilar el cumplimiento de la protección, fomento y aprovechamiento ordenado de los cotos, entre otros aspectos relevantes. En lo que a Quintos de Mora se refiere, la caza menor había dejado ya de existir en cantidades apreciables, como consecuencia de los cambios de uso del monte, de manera que la actividad cinegética se desarrollaba sobre el ciervo, el gamo (introducido en 1960,

procedente de Riofrío, Segovia, ETI 1993, Sanz 1998), el corzo y el jabalí, únicas especies de caza mayor que existían entonces. La caza, generalmente en la modalidad de montería, descrita en la Ley de Caza del 70, sobre la que no se han podido consultar datos relativos a esa época, se complementaba con la extracción de animales adultos capturados vivos, en su mayor parte hembras ($H/M=2,1$), y recién nacidos ($H/M=0,75$) que se criaban en la granja, utilizándose todos ellos para repoblar otros montes. Entre 1968 y 1986 se extrajeron unos 2700 ciervos que fueron destinados a cotos de Álava, Badajoz, Barcelona, Burgos, Cáceres, Cádiz, Ciudad Real, Cuenca, Gerona, Guadalajara, Huelva, Jaén, Lérida, Logroño, Madrid, Málaga, Orense, Oviedo, Palencia, Pamplona, Plasencia, Salamanca, Segovia, Sevilla, Soria, Tarragona, Toledo, Valencia, Vizcaya, Zamora y Portugal. De gamo, sin embargo, solo se extrajeron 6 crías en esa misma época.

En 1971 se creó el Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA, Decreto-Ley 17/1971, de 28 de octubre) con la finalidad general de conservar los recursos naturales renovables del país y, entre sus atribuciones, asumió la administración de Quintos de Mora. Sus competencias se ampliaron en virtud de la Ley 15/1975, de 2 de mayo, de los espacios naturales protegidos, que ofrecía nuevas posibilidades de protección de espacios, complementando la única figura que hasta entonces existía como tal, la de Parque Nacional. No obstante, Quintos de Mora continuó siendo gestionado como monte de utilidad pública. La Constitución Española, aprobada el 6 de diciembre de 1978, legitima los tímidos esfuerzos proteccionistas que habían comenzado de nuevo su andadura con la Ley 15/1975. Los años siguientes se dedicaron intensamente a la construcción del Estado de las Autonomías, cuyo proceso cobró vida en Castilla-La Mancha con la publicación de la Ley orgánica 9/1982, de 10 de agosto, de estatuto de autonomía. Por el mismo, asume las competencias exclusivas en materia de caza y pesca fluvial y, en el marco de la legislación básica del Estado, las de montes, aprovechamientos forestales, vías pecuarias, pastos y espacios naturales protegidos. Ahora bien, el traspaso de funciones y servicios del Estado a la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha en las materias citadas, reconocidas genéricamente como de conservación de la naturaleza, no se realizó hasta el año 1984, con la publicación del Real Decreto 1676/1984, de 8 de febrero.

Mientras tanto, en julio de 1982 Quintos de Mora fue declarada Coto Social de Caza al amparo de la Ley de Caza del 70, lo que supuso un importante cambio en la organización de la actividad cinegética, dando entrada en las monterías (generalmente 2 con 50 puestos cada una) y ganchos de jabalí (unos 4 con 25 puestos cada uno) a cazadores nacionales, provinciales, locales y rehaleros. Por otra parte, el 8 de marzo de 1983, con la publicación del Real Decreto 446/1983, de 23 de febrero, se autorizó al Ministerio de Defensa la ocupación, por un plazo de 99 años, de dos parcelas de terreno del monte, con una superficie de 270 ha en total, contemplándose asimismo afectada una zona de seguridad de 230 ha alrededor de los terrenos citados. En consecuencia, la zona meridional del monte hasta la orilla izquierda del río de las Navas quedó declarada zona de interés para la defensa nacional. En Resolución de 11 de abril de 1984 del ICONA se autorizó la ampliación y cambio parcial de ubicación de la ocupación realizada, autorizando la ocupación de otras dos parcelas de terreno con una superficie de 275 ha, según consta en el Registro del catálogo de Utilidad Pública (DGCONA inédito). Todo el terreno afectado por la ocupación fue cercado y en su interior no se realizó ningún tipo de aprovechamiento. La declaración de zona de interés para la defensa nacional impidió la transferencia del monte a la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha, siendo exclusivamente transferida la granja cinegética.

Paralelamente a estos últimos hechos, la consideración de los temas medioambientales fue desarrollándose paulatinamente en Europa a partir de la redacción del Acta Única Europea, que modificó el Título VII del Tratado de Roma y propició el comienzo en 1973 del Primer Programa de Acción. De acuerdo con la corrección efectuada, “la acción de la Comunidad en lo que respecta al medio ambiente se basará en los principios de acción preventiva....En la elaboración de su acción se tendrán en cuenta...los datos científicos y técnicas disponibles”. Numerosas Declaraciones, Cartas, Manifiestos, Estrategias y Planes de Acción se estaban poniendo en marcha bajo el auspicio de organizaciones internacionales (Jaquenod de Zsögön 1989). Nuestra incorporación a la Comunidad Económica Europea en 1986 reforzó en gran medida los esfuerzos conservacionistas que comenzaban a apuntar en España, si bien las primeras Decisiones y Directivas de relevancia para la conservación de la naturaleza, aprobadas con posterioridad a 1979, no se incorporaron al ordenamiento

jurídico español hasta 1989, con la publicación de la Ley 4/1989, de 27 de marzo, de conservación de los espacios naturales y de la flora y fauna silvestres.

Circunstancias e hipótesis de partida que justificaron los objetivos de estudio

Como consecuencia de la actividad selvícola desarrollada desde la adquisición del monte, las plantaciones de pinares afectaban en 1986 a unas 2587 ha (ETI 1993), de las 6864 ha que figuran en el Registro del Catálogo de Utilidad Pública (M.U.P. nº 1-Toledo, ICONA inédito). Entre ellas se encontraban rodales con espesura trabada y sin poda natural o artificial, mientras que otros habían sido aclarados, podados e incluso cultivados (San Miguel 1993). No se disponía de información escrita sobre la fauna no cinegética y de la cinegética se habían realizado censos otoñales de ciervos, gamos y corzos en años anteriores, desde puntos de observación, pero sin control del esfuerzo, arrojando un total de 1535 ciervos (M/H=1/1,55; C/H=1/2,24), 149 gamos (M/H=1/1,71; C/H=1/2,06) y 21 corzos en 1985 (informe inédito).

Para valorar la fiabilidad de estas cifras hay que tener en cuenta que la composición y la estructura del monte presentan un elevado grado de heterogeneidad como consecuencia de los distintos usos a lo largo del tiempo. Las laderas y fondos de valle que forman parte del Pocito y de las Guadalerzas (a partir de ahora designadas como umbría y solana, respectivamente) constituyen un mosaico de distintas etapas de degradación del monte alto, generalmente con altas coberturas de matorral, en el que aparecen entremezclados algunos rodales de pinar denso y pequeñas parcelas de cultivo de avena. La visibilidad en estas áreas, en general escasa, varía notablemente con la cobertura de matorral y la posición del observador con respecto al relieve. Por su parte, en la raña, con relieve llano y vegetación más abierta, también existe una importante variación de la visibilidad entre rodales muy densos de pinos, pinares o formaciones mixtas de encina y quejigo aclaradas con matorral y áreas extensas de pastizal o cultivos con arbustos dispersos, en las que la visibilidad es máxima.

Con estas condiciones de hábitat, para considerar esas cifras reales era preciso asumir la premisa de que las poblaciones de estas especies tienen un patrón de comportamiento único, fijo y predecible durante la época de censo, la berrea. Según éste, todos los animales se desplazan a última hora del día a las áreas abiertas, cultivos o pastos, para alimentarse y desarrollar el comportamiento propio de la berrea, reuniendo los harenes, tanto en la raña como en el monte. De esta manera, controlando la mayor parte de las áreas con visibilidad, los gestores suponían que contaban todos o la mayor parte de los animales.

Numerosos estudios (Hirth 1977, Clutton-Brock *et al.* 1982, Miquelle *et al.* 1992) han mostrado que diferentes estratos de población, ya correspondan a clases de distinto sexo o de dominancia, presentan diferentes patrones de selección de hábitat. Estos resultados sugerían la necesidad de plantear la hipótesis general de que las poblaciones de ciervo y gamo de Quintos de Mora podrían presentar diferencias intrapoblacionales que resultarían en distintos patrones de uso del espacio, lo que de ser cierto invalidaría la premisa asumida en la elaboración de los conteos efectuados en años anteriores. Por otra parte, también se han demostrado efectos denso-dependientes sobre la distribución de los individuos (Morris 1988) y los parámetros demográficos y de condición corporal de las poblaciones (Frisman 1980, Albon *et al.* 1983, Clutton Brock *et al.* 1987; Kie 1988). Interesaba, en consecuencia, saber si las características de estructura y disponibilidad trófica del monte satisfacían los requerimientos energéticos y de comportamiento social de las poblaciones de cérvidos o se producían, por el contrario, situaciones de estrés con efectos sobre la dinámica de la población (Singer *et al.* 1997) y el uso del hábitat (Ueckermann 1982, Bobek *et al.* 1984, Buckland *et al.* 1996). Por tanto, este conocimiento previo de la biología de los cérvidos indicaba la conveniencia de indagar aspectos básicos del comportamiento y estado físico de las poblaciones de Quintos de Mora, con el objeto de valorar los resultados de los censos y, muy especialmente, como primera etapa para elaborar un plan de ordenación de las mismas.

Según la opinión de distintos especialistas españoles (Lucio 1991, Costa 1992), la gestión de la caza en España no se sustenta en una base teórica y genera una tendencia a la vulgarización de su ordenación. Dicha situación procede del descreimiento general de los

técnicos, tradicionalmente de los cuerpos de Montes, sobre las aportaciones de la ciencia a la gestión. Sin embargo, este hecho parece general; así Ludwig (1993) comenta que los gestores de recursos tienden a buscar soluciones mágicas, que aplican con decisiones inmediatas, erróneas o ciertas, sobre cuya experiencia desvían el rumbo de las políticas que orientan la gestión. Por ello, se considera que la función del biólogo en la elaboración de planes de gestión de la caza es aportar un enfoque nuevo basado en la ecología aplicada (Peiró 1997). De esta manera, la magia puede reemplazarse con ciencia, siempre que se alcance un acuerdo por el cual técnicos y científicos reconozcan la incertidumbre de muchos resultados y formulen criterios para paliar sus efectos negativos (Ludwig 1993). Este “principio de precaución” que, con esfuerzo, va incorporándose al quehacer administrativo, es una clave esencial para este propósito (Costanza 1993, Underwood 1995).

No obstante, aunque los planteamientos científicos en el campo de la gestión, son prácticamente nuevos en España, desde principios de los años 70 se han publicado un nutrido contingente de trabajos, a disposición de cualquier profesional, destacando que la evaluación científica de la planificación y práctica del manejo de recursos naturales es esencial para la gestión de un territorio, esté o no dedicado al aprovechamiento cinegético (Urquijo 1976, Rempel *et al.* 1997). Muchos autores han precisado el interés del estudio de determinados aspectos, como los requerimientos de hábitat en la manipulación de la dinámica de población (Caughley 1976), o el interés de las técnicas de predicción de las respuestas de la caza mayor a cambios en la ratio de cobertura de forraje ocasionados por el manejo forestal (Irwin y Peek 1983). En este sentido, se han llevado a cabo estudios detallados de hábitat, movimientos y organización social, para optimizar las prácticas de gestión forestal para el ciervo (Riley y Dood 1984, Mooty *et al.* 1987), mientras que en lo relativo al estado de las poblaciones puede servir de ejemplo la iniciativa que tuvo la Office National des Forêts (Francia) con la puesta en marcha, a partir de 1973, de un programa de recogida sistemática de las características morfométricas de los animales cazados (Maillard *et al.* 1989). Desde una perspectiva todavía más específica, Ueckermann (1982) recomendó el estudio del tamaño corporal, de la condición física y de la salud en las poblaciones como factores primordiales a considerar en la extracción selectiva.

Desde los 80 el manejo de la población de ciervos constituía realmente el objetivo prioritario de la gestión de la finca, de manera que los tratamientos forestales iban dirigidos a favorecer el hábitat de esta especie, de acuerdo con el conocimiento de los gestores. Ello motivó que mi actividad se orientase por ese camino. Entre los aspectos cruciales del contenido de un Plan Técnico de Caza están las estimas de los parámetros reproductivos y de la supervivencia o mortalidad, que conducen a la estima de la máxima tasa sostenible de incremento de la población (Caughley y Sinclair 1994, Eberhardt *et al.* 1996, Peiró 1997). Sin embargo, esta Tesis Doctoral no se adentra en las prescripciones de la ordenación cinegética, sino en los estudios previos necesarios para orientar el contenido del Plan, que con posterioridad a 1988 elaboraron otros técnicos. Transcurridos 12 años, se ha querido aprovechar la oportunidad de complementar los resultados obtenidos en los estudios iniciales de la ecología de las poblaciones, con el análisis de la respuesta de la población de ciervos a la gestión efectuada a lo largo de esa serie temporal.

Objetivos y contenido de la Tesis

El primer objetivo que se planteó el estudio fue conocer el tamaño y la distribución de las poblaciones de cérvidos de Quintos de Mora. Se trataba tanto de determinar su densidad y la variación de la misma entre sectores y hábitats del área de estudio, información necesaria para evaluar el contingente de la población que podía ser extraído y las zonas más adecuadas para efectuar las capturas. También se deseaba saber qué recursos tróficos eran más importantes para cada una de las especies y clases de población, y si éstos se encontraban en disponibilidad suficiente para satisfacer los requerimientos energéticos y nutritivos en condiciones óptimas.

De acuerdo con estas premisas era preciso elegir el método de censo más adecuado. Considerando las características topográficas y de cobertura vegetal y, en función de ellas, descartando el conteo directo de todos los individuos de estas poblaciones, parecía imprescindible realizar un muestreo (Tellería 1986). Teniendo en cuenta la influencia de las características del área de estudio (relieve, estructura de la vegetación) y del



comportamiento de las especies (uso del hábitat, dominios vitales, grupos sociales y ritmos de actividad), se diseñaron dos estrategias de muestreo. La primera estuvo dirigida a estimar la población en un momento determinado del año y del ciclo reproductor, la berrea, así como a estudiar los efectos de algunas características del medio y de la población sobre las estimas. Mediante la segunda se trataba de profundizar en el conocimiento de la distribución de la abundancia y uso del espacio a lo largo del año. Estas estrategias de muestreo se describen en el material y métodos de los capítulos 1 y 8, respectivamente.

Estos dos estudios comparten las dificultades metodológicas asociadas a los censos realizados en medios muy heterogéneos, con una alta variación espacial de la detectabilidad, problema muy patente en ambientes mediterráneos (Soriguer 1981, Braza *et al.* 1984, Tellería *et al.* 1984, Fandos 1986, Tellería 1986, Guitian *et al.* 1987). Debido a estas dificultades metodológicas se han desarrollado métodos basados en el conteo de excrementos o huellas, en los que la probabilidad de detección es más fácilmente controlable. Desde el estudio original de Bennett *et al.* (1940), muchos investigadores y gestores de vida silvestre han mostrado un interés creciente por los conteos de excrementos, como técnica de censo y como índice de uso del territorio (Rogers *et al.* 1958). Ello despertó nuestro interés por conocer los problemas que podíamos encontrar al utilizar esta técnica, considerando que posteriormente se pretendía investigar las diferencias intrapoblacionales e interespecíficas en el uso del territorio. Así pues, esta tesis comienza con dos estudios metodológicos que pretenden analizar la problemática que plantea el método de censo del transecto lineal, en el capítulo 1, y la identificación de excrementos de cérvidos, en el capítulo 2, para las estimas de población, los estudios de uso del hábitat y de alimentación.

Los cambios estacionales causan fluctuaciones en la disponibilidad y calidad del forraje (Lazo *et al.* 1991). Paralelamente cambian también los requerimientos de energía y nutrientes en respuesta a los costes reproductivos y de termorregulación de los distintos tipos de individuos que componen las poblaciones. Como respuesta, los animales efectúan movimientos diarios y estacionales, dependiendo de los ritmos de actividad biológicos, para alimentarse y desarrollar otras pautas de comportamiento características de estas

especies, lo cual se manifiesta en una selección de ciertos hábitats en detrimento de otros de los que forman parte del área de estudio. Por tanto, el conocimiento de los patrones de uso del espacio y del tiempo permite mejorar la interpretación de las estrategias forrajeras y de como las restricciones alimentarias moldean los patrones de conducta (Barnard 1983).

Estos aspectos se abordan en los capítulos 3 al 9. Los cinco primeros presentan diferentes aspectos de la alimentación de las tres especies en estudio, ciervo (capítulo 3), gamo (capítulo 5) y corzo (capítulo 6), profundizando de forma más extensa en las variaciones intrapoblacionales y estacionales, para las dos primeras. Dos de ellos tratan temas más específicos: el capítulo 4 muestra las relaciones entre la dieta invernal y la morfología en los machos adultos de ciervo, mientras que el 7 estudia el uso del cereal efectuado por las tres especies, con un fin marcadamente aplicado a su gestión, dada la práctica habitual de suministrar alimento suplementario, sobre todo en las fincas cercadas (Hubert *et al.* 1980). La distribución de los individuos, y el uso y la selección del hábitat, son estudiados en el capítulo 8, a nivel de específico, mientras que en el capítulo 9 se matizan sus resultados mediante el análisis del gregarismo y sus variaciones intrapoblacionales. Por último, el capítulo 10 compara las diferencias interanuales en la condición corporal del ciervo, que se toma como ejemplo de la gestión cinegética de la finca a lo largo de la serie de años 1986-1998. Las variaciones observadas se analizan con respecto a algunas variables demográficas y ambientales, con objeto de perfilar una evaluación del manejo de la población realizado en ese período. Parte de los resultados fueron elaborados y publicados entre 1988 y 1994 (las referencias completas se muestran debajo del título de los capítulos correspondientes).

Bibliografía

ALBON, S. D., MITCHELL, B. y STAINES, B. W. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *J. Anim. Ecol.*, 52: 969-980.

- AUGUSTINE, D. J. y MCNAUGHTON, S. J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *J. Wildlife Manage.*, 62: 1165-1183.
- BENNETT, L. J., ENGLISH, P. F. Y MCCAIN, R. 1940. A study of deer populations by use of pellet-group counts. *J. Wildlife Manage.*, 4: 398-403.
- BARNARD, C. J. 1983. *Animal Behaviour. Ecology and Evolution*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- BOBEK, B., BOYCE, M. S. y KOSOBUEKA, M. 1984. Factors affecting red deer (*Cervus elaphus*) population density in Southeastern Poland. *J. Appl. Ecol.*, 21: 881-890.
- BRAZA, F., ALVAREZ, F., GELDOLF, R. y BYLOO, H. 1984. Desplazamientos de ungulados silvestres a través de una zona de ecotono en Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 275-287.
- BUCKLAND, S. T., AHMADI, S., STAINES, B. W., GORDON, I. J. y YOUNGSON, R. W. 1996. Estimating the minimum population size that allows a given annual number of mature red deer stags to be culled sustainably. *J. Anim. Ecol.*, 33: 118-130.
- CAUGHLEY, G. 1976. Wildlife management and the dynamics of ungulate populations. En Coaker, T. H. (Ed.). *Applied Biology I*. Academic press. London.
- CAUGHLEY, G. 1994. Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.*, 63: 215-244.
- CAUGHLEY, G. y SINCLAIR, A. R. E. 1994. *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Science.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D. Y GUINNESS, F. E. 1987. Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.*, 56: 857-871.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. *Red deer, behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- CONSTANZA, R. 1993. Developing ecological research that is relevant for achieving sustainability. *Ecol. Appl.*, 3: 579-581.
- COSTA, L. 1992. Una propuesta de gestión cinegética para el corzo en el norte de España. *Ecología*, 6: 165-185.

- DIRECCIÓN GENERAL DE CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA (DGCONA). 1941. Memoria de reconocimiento y valoración del Monte "Montes de Mora". Año 1941. Inédito.
- DIRECCIÓN GENERAL DE CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA (DGCONA). Registro del Catálogo de Utilidad Pública. Inédito.
- EBERHARDT, L. E., EBERHARDT, L. L., TILLER, B. L. y CADWELL, L. L. 1996. Growth of an isolated elk population. *J. Wildlife Manage.*, 60: 369-373.
- ETI, ESTUDIOS TERRITORIALES INTEGRADOS. 1993. Datos básicos para la elaboración de un plan de gestión de la población de ciervo (*Cervus elaphus*) en los Quintos de Mora (Los Yébenes-Toledo).
- FANDOS, P. 1986. *Aspectos ecológicos de la población de cabra montés (Capra pyrenaica Schinz, 1838) en las sierras de Cazorla y Segura (Jaén)*. Tesis doctoral. Univ. Complutense Madrid.
- FRISMAN, E. Y. 1980. Differences in densities of individuals in populations with uniform ranges. *Ecol. Model.*, 8: 345-354.
- GUITIAN, J. y BERMEJO, T. 1987. Aplicación de dos métodos de censo de corzo (*Capreolus capreolus*) en una población de las montañas cantábricas occidentales. *Munibe*, 39: 59-63.
- HAILA, Y. y MARGULES, C. R. 1996. Survey research in conservation biology. *Ecography*, 19: 323-331.
- ICONA, 1990. Clasificación General de los Montes Públicos. Año 1859. ICONA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- ICONA, 1991a. Catálogo de Montes Públicos exceptuados de la desamortización. Año 1862. ICONA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- ICONA, 1991b. Rectificación del Catálogo de los Montes Públicos exceptuados de la desamortización (1877-1896). ICONA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- IRWIN, L.L. y PEEK, J. M. 1983. Elk habitat use relative to forest succession in Idaho. *J. Wildlife Manage.*, 47: 664-672.
- HIRTH, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildl. Monogr.* 53: 1-55.

- HUBERT, G. F., WOOLF, A. y POST, G. 1980. Food habits of a supplementally-fed captive herd of white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 740-746.
- JAQUENOD DE ZSÖGÖN, S. 1989. El derecho ambiental y sus principios rectores. Monografías de la Dirección General de Medio Ambiente. MOPU.
- KIE, J. G. 1988. Performance in wild ungulates: measuring population density and condition of individuals. *Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. General Technical report PSW-106*. California.
- LAZO, A., FANDOS, P. y SORIGUER, R. C. 1991. *Inventario de la capacidad de carga de la Vera del Parque Nacional de Doñana*. Informe inédito. Estación Biológica de Doñana, CISIC, 81 pp.
- LUCIO, A. J. 1991. Ordenación y gestión en caza menor, pp: 221-255. En Fuentes Zamora, A., Sánchez Rubio, I. y Pajuelo de la Maya, L. *Manual de ordenación y gestión cinegética*. IFEBA. Badajoz.
- LUDWIG, D. 1993. Environmental sustainability: magic, science, and religion in natural resource management. *Ecol. Appl.*, 3: 555-558.
- MAILLARD, D., KLEIN, F. y BOLMONT, C. 1989. Caractéristiques morphométriques du cerf (*Cervus elaphus*) d'après l'analyse des tableaux de chasse: cas de la forêt d'Arc-en-Barrois-Châteauvillain. *B.M. ONC*, 131: 23-29.
- MIQUELLE, D.G., PEEK, J. M. y VAN BALLEMBERGHE, V. 1992. Sexual segregation in Alaskan moose. *Wildlife Monogr.*, 122: 1-57.
- MITCHELL, B., McCOWAN, D. y NICHOLSON, J. A. 1976. Annual cycles of body weight and condition in Scottish Red deer, *Cervus elaphus*. *J. Zool., Lond.*, 180: 107-127.
- MORRIS, D. W. 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure. *Evolution. Ecol.*, 2: 253-269.
- MOOTY, J. J., KARNS, P. D. y FULLER, T. K. 1987. Habitat use and seasonal range size of white-tailed deer in northcentral Minnesota. *J. Wildl. Manage.*, 51: 644-648.
- MUÑOZ, J. 1976. Los Montes de Toledo. Estudios de geografía física. Dpto. Geografía de la Universidad de Oviedo.
- PEIRÓ, V. 1997. *Gestión ecológica de recursos cinegéticos. Gestión de recursos biológicos*. Universidad de Alicante.

- REMPEL, R. S.; ELKIE, P. C.; RODGERS, A. R. y GLUCK, M. J. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *J. Wildlife Manage.*, 61: 517-524.
- RILEY, S. J. y DOOD, A. R. 1984. Summer movements, home range, habitat use and behavior of mule deer fawns. *J. Wildlife Manage.*, 48: 1302-1310.
- RODRÍGUEZ VIGAL, C. y PÉREZ CASTELLS, R. 1997. Plan Técnico de caza de Quintos de Mora. Inédito.
- ROGERS, G. JULANDER, O. Y ROBINETTE, W. L. 1958. Pellet-group counts for deer census and range-use index. *J. Wildlife Manage.* 22: 195-199.
- SINGER, F. J., HARTING, A., SYMONS, K. K. y COUGHENOUR, M. B. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *J. Wildlife Manage.*, 61: 12-25.
- SAMUEL, M. D., GARTON, O. E., SCHLEGEL, M. W. Y CARSON, R. G. 1987. Visibility bias during aerial surveys of elk in Northcentral Idaho. *J. Wildlife Manage.* 51: 622-630.
- SAN MIGUEL, A. 1993. Caracterización de los sistemas silvopascícolas del monte "Los Quintos de Mora" y estudio de sus posibilidades de mejora para la caza mayor. ICONA. Inédito.
- SANZ, A. 1998. El gamo español. Trofeo, 342.
- SORIGUER, R. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) en Andalucía Occidental. *Doñana, Acta Vert.*, 8: 1-379.
- SORIGUER, R. C., FANDOS, P., BERNÁLDEZ, E. Y DELIBES, J. R.. 1994. *El Ciervo en Andalucía*. Junta de Andalucía.
- TELLERÍA, J. L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raíces. Madrid.
- UECKERMANN, E. 1982. Managing german red deer (*Cervus elaphus*) populations, 505-516. En: Wemmer, C. M. *Biology and Management of the Cervidae*. Research Symposia of the National Zoological Park. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- UNDERWOOD, A. J. 1995. Ecological research and (and research into) environmental management. *Ecol. Appl.*, 5: 232-247.

- UNSWORTH, J. W., KUCK, L., GARTON, E. O. y BUTTERFIELD, B. R. 1998. Elk habitat selection on the clearwater national forest, Idaho. *J. Wildlife Manage.*, 62: 1255-1263.
- URQUIJO, A. 1976. Caza selectiva y conservación de la naturaleza. *Vida Silvestre*, 19: 168-175.
- VÉLEZ FERNÁNDEZ, F. 1996. La actividad administrativa de policía: sus manifestaciones en materia de caza. En: Colegio Oficial de Biólogos (Ed.). *Gestión y ordenación cinegética*. Junta de Andalucía.

CAPÍTULO 1

PROBLEMAS ASOCIADOS A LA APLICACIÓN DEL TRANSECTO LINEAL PARA EL CENSO DE LAS POBLACIONES DE CÉRVIDOS

[Georgina ALVAREZ. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología* 2: 233-249]

Resumen

Se han censado las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama* y *Capreolus capreolus*) de Quintos de Mora (Toledo), por el método del transecto lineal según el modelo de distancia variable. Con el material recogido durante el censo (número de contactos, composición de edades y sexos, hábitat y distancias perpendiculares) y el procedente de un muestreo de visibilidad, se analiza la influencia de la visibilidad, el tamaño de grupo y el movimiento, sobre las funciones de detección de los animales. Los resultados difieren en función de la distribución, comportamiento y tamaño de población de las distintas especies. El método no resulta eficaz para el censo del corzo, dada su escasez y localización. El muestreo del gamo precisa de un mayor tamaño de muestra, lo que incide sobre su rentabilidad. Con el ciervo se observan los problemas derivados de la complejidad del monte mediterráneo. La estructura de la vegetación y el relieve inciden directa e indirectamente (a través de los comportamientos de grupo y de huida) sobre la detectabilidad y, en definitiva, sobre el cálculo de la densidad. La técnica de censo empleada es aconsejada por precisar de mínimos requerimientos materiales y humanos, su rentabilidad y capacidad de controlar la fiabilidad de sus resultados.

1.1. Introducción

Las técnicas de muestreo de vertebrados terrestres han sido aplicadas con intensidad en España para algunos grupos, especialmente las aves, en las dos últimas décadas. No han requerido la misma atención, sin embargo, los grandes mamíferos (Tellería *et al.* 1984), pues sus amplios dominios vitales, hábitos preferentemente nocturnos y, en muchos casos, reducidos tamaños de población, dificultan su observación y, en consecuencia, la rentabilidad de su estudio. Desde los años 70 se viene haciendo un esfuerzo por llamar la atención sobre estos hechos (Braza 1975, Sáez-Royuela *et al.* 1981), a tenor de la creciente importancia que está adquiriendo la caza en nuestro país. La superficie de terrenos sometidos a régimen cinegético especial ascendía en 1985 a 37,6 millones de Ha, casi el 74% de la superficie del país. Si bien esta superficie ha aumentado 1,3 veces desde la década anterior, y paralelamente el número de licencias (3% de la población total española), la actividad económica ha crecido mucho más, alcanzando los 100.000 millones de pesetas en la última temporada (MAPA 1985, Secretaría General de Turismo en Mora 1988).

Muchos países con mayor tradición de investigación en este campo apoyan su gestión cinegética sobre los estudios de dinámica de poblaciones en los cuales participan las estimas de densidad (ver, por ejemplo, Bobek *et al.* 1984).

El objetivo de este trabajo es la aplicación del transecto lineal a unas poblaciones de cérvidos en condiciones de cerramiento y en un medio complejo, como es la montaña mediterránea.

1.2. Area de estudio

Quintos de Mora, ubicada en el Término Municipal de Los Yébenes (Toledo), es una finca propiedad del Estado cuya gestión comparten en la actualidad la Administración Central y

la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha. No obstante, no estando transferido el monte, corresponde a la primera su gestión, fundamentada sobre el aprovechamiento cinegético, dada su catalogación como Coto Social de Caza con arreglo a la Ley de Caza de 4 de abril de 1970 y su Reglamento.

Enclavada entre los bloques paleozoicos nororientales de Montes de Toledo ($4^{\circ}04'O$, $39^{\circ}25'N$), está constituida por un amplio valle de rumbo ONO-ESE, con una altitud de 800 m, tapizado por depósitos cuarcíticos que enlazan con las pedrizas, desarrolladas por procesos de gelifracción, en las dos vertientes que coronan la raña a altitudes de 1.300 m (Muñoz 1976). Ambas alineaciones montañosas forman parte de las sierras de Las Guadalerzas y El Pocito, ocupando, junto con la raña, 6.862 ha cercadas en su totalidad.

Dentro del bioclima mesomediterráneo, el ombroclima subhúmedo favorece la confluencia del dominio de la encina y del alcornocal (*Sanguisorbo-Quercetum suberis quercetosum rotundifoliae*); este último, desfavorecido, se presenta en umbrías, mientras que en las vaguadas penetra el melojo (*Arbuto unedi-Querceto pyrenaicae*) (Peinado *et al.* 1985). El monte se encuentra en diferentes estados de degradación.

En la raña confluyen manchas de quercíneas adehesadas y extensos rodales de coníferas (*Pinus pinaster*, *P. pinea* y *P. halepensis*) repobladas, en su mayoría, desde los años cuarenta, formando un mosaico sometido a un continuo manejo agrario. Las coníferas penetran en áreas de las sierras donde se entremezclan con la vegetación autóctona.

Los rasgos estructurales más descriptivos de los hábitats principales aparecen reflejados en la Tabla 1.

1.3. Material y métodos

El ciervo (*Cervus elaphus*), el gamo (*Dama dama*) y el corzo (*Capreolus capreolus*) han sido las especies objeto de estudio. El primero tiene una distribución ubiquista en la finca y

ocupa toda su extensión, 6.862 ha. El gamo campea por la raña y penetra en una estrecha banda de pinar de pie de monte (cerca de 3.087 ha). En esta franja coinciden las tres especies; el corzo se restringe a las dos áreas montañosas (unas 4.262 ha), donde aparece ligado a los barrancos (Fig.1). El agrupamiento del ciervo y el gamo presenta un máximo en la época de estudio, la berrea, sin embargo, en el corzo, se reduce a las parejas de hembra y cría (Corbet *et al.* 1964, Braza 1975, Chapman 1975, Clutton-Brock *et al.* 1982, Carranza 1986).

Hábitat	CA	Ca	HA	Ha	N	\bar{X}	σ_{n-1}
Ps (s)	41	31	6	3	234	39,88	41,354
Pm (r)	41	34	5	1	332	124,38	60,377
P (r)	32	16	5	1	277	169,01	88,176
D (r)		2		3	213	287,94	112,744
QMT (s)	37	55	5	3	978	101,31	121,769
QMV (s)	37	55	5	3	681	37,41	40,758

Tabla 1. Distancias de visibilidad por hábitats. Ps = pinar con sotobosque. Pm= pinar con matorral. P = pinar sin matorral. d = dehesa. QMT = monte de quercíneas en ladera. QMV = ídem (sólo contactos en la misma vertiente del transecto). CA = cobertura arbórea, en porcentajes (4 - 8 m). Ca = ídem, cob. arbustiva (menor de 4 m). HA = altura del arbolado, en m. Ha = altura del estrato arbustivo. (s) = sierra. (r) = raña. N = nº de observaciones. \bar{X} = distancias medias, en metros. σ_{n-1} = desviación estándar.

Varios autores (Robinette *et al.* 1974, Caughley 1977, Eberhardt 1978, Burnham *et al.* 1980, Bobek *et al.* 1984, Tellería 1986, Samuel *et al.* 1987) han apuntado la necesidad de diseñar la estrategia de muestreo en función de las características del área de estudio (relieve, estructura de la vegetación) y de la biología de las especies (uso del hábitat, dominios vitales, grupos sociales y ritmos de actividad) y más concretamente en el mediterráneo (Soriguer 1981, Braza *et al.* 1984, Fandos 1986, Tellería *et al.* 1986, Guitián *et al.* 1987), donde la diversidad fitogeográfica impone graves dificultades a los métodos de censo. Basándonos en estos aspectos, grandes dominios vitales, principalmente del ciervo y gamo, e impenetrabilidad visual de muchas manchas de monte, y unido a las exigencias de rentabilidad del esfuerzo invertido, se seleccionó el transecto lineal como técnica de censo. Este método, aplicado según el modelo de distancia variable, consiste en el estudio de las funciones de distribución de las probabilidades de detección de los

animales a lo largo de la línea de progresión (Eberhardt 1978, Burnham *et al.* 1980, Tellería 1986).

Se realizó un muestreo uniforme del territorio a partir de 9 itinerarios, diseñados según las recomendaciones de Caughley (1977) y Burnham (1980) en cuanto a forma, espaciamiento y mínimo tamaño de muestra, adaptadas a las características del medio (escasa visibilidad en muchos hábitats) (Fig. 1). Ocho itinerarios paralelos en dirección ONO-ESE, separados entre sí por una distancia aproximada de 1Km, y otro perpendicular y fuera del área de muestreo de los anteriores, fueron censados a pie cuatro veces, en días sucesivos, comenzando cada vez por un extremo distinto. La longitud media de los transectos fue de 5.854 m y entre todos cubrieron la representación de todos los hábitats de forma aproximadamente proporcional a la extensión de cada uno. La recogida de datos fue realizada por personal de la finca experto en reconocimiento de las especies implicadas, así como del territorio, con la ayuda de prismáticos (10 x 40). Cada itinerario se asignó a una persona. El censo se iniciaba simultáneamente tres horas antes de la puesta del sol, cubriendo el período de máxima actividad (Alvarez *et al.* 1981, Clutton-Brock *et al.* 1982, Braza *et al.* 1984) y se desarrolló en condiciones meteorológicas adecuadas, entre el 28 de septiembre y el 1 de octubre de 1987.

Para cada observación se apuntó la distancia perpendicular a la línea del itinerario; en el caso de los grupos, la distancia desde el centro del grupo, el número de individuos (de 2 a n) y su composición por sexos y clases de edad: crías (menos de 1 año), machos jóvenes (entre 1 y 2 años), machos adultos y hembras (mayores de 1 año). La estima de la distancia se realizó "a ojo", basándose en la experiencia de los observadores, contrastada con pruebas previas efectuadas con un telémetro, y con la ayuda de puntos de referencia a lo largo de cada itinerario.

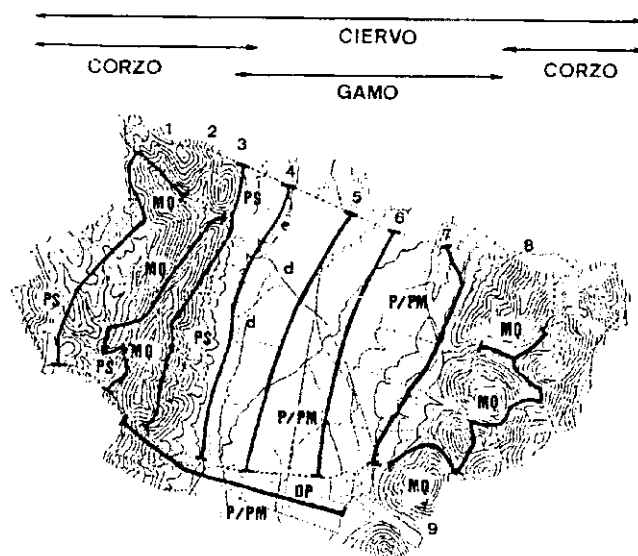


Figura 1. Topografía y hábitats dominantes de Quintos de Mora. Localización de itinerarios de censo. En la parte superior se indica la distribución de las especies prospectadas. La clave de hábitats se explica en la Tabla 2.

El tratamiento de los datos se ha desarrollado con el programa TRANSECT, versión 1.1,4/1/80 (Burnham *et al.* 1980), en el Centro de Cálculo del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA), en Madrid. Con este programa se han utilizado los siguientes estimadores para el cálculo de la densidad (en Burnham *et al.* 1980): polinomial exponencial, exponencial negativa, seminormal y series de Fourier.

Además se han calculado otros dos, no basados en la función de detección (Eberhardt 1978, Tellería 1986): - Estimador de Kelker (1945). No paramétrico. Se basa en la determinación de una banda de censo dentro de la cual todos los animales son vistos.- Estimador de Emlen (1971). No paramétrico. Depende de un coeficiente de detectabilidad.

La densidad para todos ellos se obtiene de la expresión: $D = n/2La$, donde n es el número de contactos, L es la longitud del itinerario y a es el estadístico que representa la función de detección (o coeficiente de detectabilidad).

Se asume que los requisitos exigidos por todos los estimadores considerados se violan en la mayor parte de los casos, de una u otra manera. De los criterios recomendados para decidir si las estimas obtenidas son fiables a pesar del incumplimiento de los condicionantes, se

han seguido los siguientes: robustez del estimador, criterio de forma, datos truncados, agrupamiento de las distancias en clases y eficiencia en relación con la mínima varianza de muestreo (Eberhardt 1978).

Puesto que la distribución de probabilidad de frecuencias agrupadas es multinomial, es necesario probar si el número de parámetros seleccionado por el modelo ofrece un buen ajuste de los datos, es decir, si maximiza la función de probabilidad ("likelihood Ratio Test"). Para ello y para probar la bondad de ajuste de las distribuciones de frecuencias a las funciones que definen los modelos (seminormal, exponencial, etc.), se ha utilizado el test de χ^2 .

Las funciones de probabilidad de detección han sido calculadas a partir de los datos por individuos y no por grupos, como fueron muestreados. Aunque los individuos presentan una distribución contagiosa, los modelos empleados no requieren que los objetos se repartan aleatoriamente por todo el área. Además, cuanto mayor es el número de unidades de muestreo, mayor es la exactitud de la estima (Caughley 1977, Burnham 1980). Por otra parte, la varianza del tamaño de grupo para el ciervo y el gamo es muy alta y provoca la sobrestima de la densidad, cuando en ésta se aplica un tamaño de grupo medio (ciervo: $5,3 \pm 9,820$; gamo: $4,0 \pm 3,879$). Para el ciervo se han empleado los datos de dos replicaciones, mientras que en el caso del gamo se ha contado con el total. Las observaciones extremas, superiores a 400 m (menos del 3% de los datos), fueron eliminadas (Burnham *et al.* 1980).

Fue realizado un muestreo de visibilidad mediante la estima de las distancias perpendiculares del itinerario al punto a partir del cual se consideraba que un animal dejaba de verse (Zejda 1984, 1985). Las distancias fueron medidas con un telémetro, siempre por los mismos 2 observadores, cada 50 pasos a derecha e izquierda de la línea de progresión, y para cada uno de los itinerarios de censo. La media de estas distancias, para cada línea y el total, se utilizó para corroborar el truncado de los datos en los métodos de Kelker y de Emlen, y por hábitats, con objeto de mostrar las diferencias de estructura de vegetación y relieve, que influyen en la detectabilidad.

El escasísimo volumen de datos obtenido para el corzo (11 individuos en 138 Km o 9 ind. en banda de 50 m) ha impedido el cálculo de su densidad por el método aplicado a las otras dos especies de cérvidos. Estos resultados apoyan las conclusiones de Guitián *et al.* (1987) sobre la falta de eficacia del método, aunque el análisis realizado aquí apunta más a la escasa abundancia de ejemplares y su localizada distribución que a la complejidad del relieve y cobertura vegetal. Sin embargo, no deben despreciarse estos factores, puesto que el comportamiento del corzo dificulta, sobre todo en este tipo de parajes, su detección.

1.4. Resultados

1.4.1. Efecto de la visibilidad sobre la detectabilidad

La visibilidad es significativamente distinta entre la mayor parte de los hábitats ($p < 0,05$, en 16 de 17 comparaciones, tests F y t, Tabla 1). La estructura de la vegetación es el factor determinante en la raña, mientras que en la sierra, se combina con el relieve: en los itinerarios realizados por fondos de valle o laderas la visibilidad es mayor sobre la vertiente contraria a la del transecto, de ahí que sea significativamente distinta entre el pinar con sotobosque sobre terreno ligeramente ondulado (Ps) y el monte de quercíneas en valle encajado (MQT), y no lo sea, sin embargo, cuando el mismo pinar se compara con el monte de quercíneas de la propia vertiente a la del transecto (MQV) (test de la t: $p < 0,05$ entre Ps y MQT y $p = \text{n.s.}$ entre Ps y MQV).

En los ejemplos de la Tabla 2 se manifiesta la influencia de los hechos anteriores sobre la detectabilidad (Sage *et al.* 1983). Tanto en la raña, como en la sierra, como entre ambos, se observan diferencias significativas y no significativas en las distancias medias de detección entre itinerarios, en función de la combinación de hábitats de cada uno [test de la t: $p = \text{n.s.}$ en sierra, comparación entre los itinerarios 3 y 8; en raña (4 y 5; 4 y 7; 5 y 7; 6 y 7); en sierra-raña (3 y 4); $p < 0,05$ sierra (1 y 2; 1 y 8; 2 y 8); raña (4 y 6; 5 y 6); sierra-raña (5 y 8)].

Líneas	Hábitat	N	\bar{X}	$\sigma n - 1$
Línea 1	Ps, MQ	48	34,48	38,347
Línea 2	d, MQ	59	164,15	120,770
Línea 3	Ps, MQ	44	107,55	91,787
Línea 4	dN, e, P	181	121,87	75,050
Línea 5	d, Pm	61	139,10	107,960
Línea 6	P, Pm	73	99,45	67,795
Línea 7	Pm, P	56	110,43	92,240
Línea 8	MQ	87	68,14	85,848
Línea 9	MQ, d, DP	85	87,00	65,766

Tabla 2. Distancias de detectabilidad de grupos (ciervo). Cuatro replicaciones. Hábitats dominantes: PS = pinar con sotobosque. d = dehesa de escasa cobertura. MQ = monte de quercíneas (diversas estructuras: dominancia del matorral arbustivo-arbóreo). dN = dehesa, mayor cobertura en valle. e = encinar arbustivo en raña. P = pinar (sólo estrato arbóreo). Pm = pinar con matorral. DP = pinar y quercíneas (estratos arbóreo y arbustivo). N = nº de observaciones. \bar{X} = distancias medias en metros. $\sigma n - 1$ = desviación estándar.

1.4.2. Efecto del tamaño de grupo sobre la detectabilidad.

Al menos en el ciervo, para el que se cuenta con un número suficiente de datos, no se ha apreciado una detectabilidad media significativamente distinta por sexos y edades en individuos aislados. No ocurre lo mismo con el tamaño de grupo para las dos especies. A medida que aumenta éste, la distancia media de detectabilidad aumenta, encontrándose diferencias significativas, para el ciervo y el gamo, entre grupos iguales o menores y mayores de tres individuos [test de la t (ciervo) y de la U de Mann-Whitney (gamo): $p < 0,001$ (1/+3), $p < 0,05$ (2-3/+3), Tabla 3]. Estas diferencias pueden matizarse en relación con el comportamiento de grupo por biotopos y el uso de los mismos, como se observa en la Tabla 4, para el ciervo. En la sierra, dominan los grupos muy reducidos de animales, y en la raña son más abundantes los grupos numerosos (más de tres individuos). La selección de los grupos por las áreas despejadas se incrementa a última hora de la tarde, período de nuestro censo (Braza *et al.* 1984). Por otra parte, el axioma: "la detectabilidad decrece con

la distancia", se verifica para cualquier tamaño de grupo tanto en la sierra como en la raña, si bien la razón entre clases de distancia sucesivas es mayor en la primera, y disminuye en ambas cuando incrementa el tamaño de grupo. Todas las diferencias comentadas entre tipos de grupo y biotopos son significativas al nivel de probabilidad del 0,001 (test χ^2 , 2 g.l.).

Tamaño	Ciervo			Gamo		
	N	\bar{X}	ES	N	\bar{X}	ES
1 IND	205	85,75	5,861	12	60,42	12,887
2 - 3	237	96,22	5,608	16	97,19	15,221
+	238	127,29	5,613	16	120,63	18,183

Tabla 3. Detectabilidad por tamaño de grupo. Para 1 individuo, grupos de 2 - 3 y de más de 3 individuos. N = nº de observaciones (individuos solos o grupos). \bar{X} = distancias medias en metros. ES = error estándar.

Samuel *et al.* (1987) recalcan la influencia de la interrelación del tamaño de grupo y la cobertura de vegetación sobre la visibilidad y, por ende, sobre la densidad, restando importancia a otros factores como la conducta del animal o el sesgo del observador.

1.4.3. Efecto del movimiento de los animales sobre la detectabilidad.

Si se consideran bandas de distancia de 50 m, se observa (Tabla 4) que, en la raña, el número de contactos de ciervo en la segunda clase es mayor que en la primera. Este aumento, además, se agudiza con el incremento del tamaño de grupo. En la sierra, sin embargo, aunque las diferencias entre las dos primeras clases se atenúan a medida que aumenta el tamaño de grupo, no llega a invertirse el "volumen" de detección por bandas. La explicación de las desviaciones observadas sobre la curva esperada de detectabilidad, radica en un comportamiento de huida de los animales antes de ser vistos (Fredd *et al.* 1986).

	1 individuo			2-3 individuos			> 3 individuos			
	N	IKA	d/D	N	IKA	d/D	N	IKA	d/D	TOTAL
Sierra:										
0-50	70	56		45	52		15	30		130
50-100	25	20		16	19		14	28		55
0-100	95	75		61	71		29	58		185
100-200	18	14	5,3	15	17	4,1	11	22	2,6	44
200-300	10	8	1,8	7	8	2,1	7	14	1,6	24
300-400	3	2	3,3	3	3	2,3	3	6	2,3	9
Raña:										
0-50	23	30		44	29		32	17		99
50-100	26	34		50	33		59	31		135
0-100	49	64		94	62		91	48		234
100-200	19	25	2,6	39	26	2,4	74	39	1,2	132
200-300	8	11	2,4	19	13	2,1	20	10	3,7	47
300-400							6	3	3,3	6

Tabla 4. Tamaño de grupo y detectabilidad en el Ciervo. N = nº total de observaciones. IKA = nº total de individuos por Km. d/D = razón entre clases sucesivas.

Esta respuesta, en nuestro caso, aparece principalmente en áreas semidespejadas (cobertura intermedia) y a distancias reducidas entre censador y animal, siguiendo los modelos exponencial o logístico de la probabilidad de huida en función de la distancia señalados por Eberhardt (1978). Los resultados anteriores se verifican con creces para el gamo, que en el área de estudio presenta un comportamiento más asustadizo que el ciervo. Los histogramas de frecuencia de detección del gamo aparecen mas abultados en las clases intermedias para el total de su área de campeo, mientras que en el ciervo el histograma de detectabilidad decrece en relación con la distancia en el censo global (sin distinción de líneas). Este hecho resalta de nuevo la influencia del hábitat y, fundamentalmente, del tamaño de grupo, sobre el censo. Zejda (1984) detectó histogramas similares para el corzo.

Densidad/100 Ha	Sierra					Raña			
	L1	L2	L3	L8	L9	L4	L5	L6	L7
Ciervo	47	12	10	54	62	118	115	45	27
	TOTAL		Machos		Hembras		Mjóvenes		Crías
Ciervo	34		8		14		2		6
Gamo	3		1		2		0,3		0,5

Tabla 5. Densidades de ciervo y gamo (individuos/100 ha) a 1 de Octubre de 1987.

1.4.4. Densidades de ciervo y gamo

Las densidades se exponen en la Tabla 5 y con mas detalle en el Apéndice 1: para el ciervo (total, por clases de animales y por líneas) y el gamo (total y clases); los resultados finales que se ofrecen corresponden a la media de los estimadores seleccionados. Para censos a los que puede afectar el movimiento de los animales, se recomienda utilizar el estimador exponencial polinomial (Burnham 1980). En nuestro caso, sin embargo, este modelo ha sido rechazado en la mayor parte de los casos con arreglo a los criterios indicados en la metodología y, sobre todo, en los itinerarios donde la incidencia de la huida se presupone más notoria; prácticamente en ningún caso de los analizados, la iteración de la expresión matemática ha conseguido converger en un número de parámetros aceptable para una estima fiable de la densidad, siendo rechazada por el test de χ^2 . Por el contrario, las series de Fourier se ajustan bien al movimiento cuando la densidad se calcula con un parámetro, de acuerdo con el mismo autor (también Brennan *et al.* 1986). Esta discrepancia puede ser debida a que, aunque los dos estimadores han sido señalados como robustos, el segundo no es paramétrico y requiere por tanto menos rigor en el cumplimiento de las condiciones de partida que exige el método. Este modelo ha sido el único para el cual el test χ^2 ha confirmado la hipótesis de bondad de ajuste de la función de detección; no obstante, al χ^2 de bondad de ajuste se le otorga poca importancia en la selección del modelo. Por otra

parte, el exponencial negativo y el seminormal, ambos paramétricos, se ajustan relativamente bien a nuestros datos. Esto es especialmente cierto en el caso del gamo, para el cual los dos primeros estimadores trabajan con coeficientes de variación muy altos y, las series de Fourier, en concreto, necesitan, excepto en las hembras, más de un parámetro. Las estimas de Kelker y Emlen se aproximan relativamente bien a la densidad media, y en el caso de la primera, es rechazada únicamente en la línea 4, donde el efecto del movimiento es más acusado (Robinette *et al.* 1974).

1.5. Discusión

La eficacia del método empleado varía entre las tres especies de cérvidos en función de su comportamiento, distribución y del tamaño de población. Salvando circunstancias especialmente desfavorables, como es nuestro caso para el corzo, esta técnica de censo lleva aplicándose, de forma general, desde hace treinta años en la estima de abundancias de ungulados en todas las regiones biogeográficas (Eberhardt 1978, Robinette *et al.* 1974, Pucek *et al.* 1975, Burnham *et al.* 1980, Rogers *et al.* 1980, Ojeda *et al.* 1983, Zejda 1984, 1985, Delince 1986, Fandos 1986, Guitián *et al.* 1987). La estrategia del muestreo, concretamente el diseño de los itinerarios y el tamaño de muestra, son de importancia radical para la fiabilidad de los resultados (Caughley 1977, Samuel *et al.* 1987), toda vez que se asume la violación, de una u otra manera, de las premisas exigidas por los modelos (Burnham *et al.* 1980) y la subjetividad en la toma de datos, intra e intercensadores (Robinette *et al.* 1974).

Los coeficientes de variación de las densidades calculadas por cualesquiera de los estimadores, son excesivamente altos para el gamo, lo que aconseja su consideración con precaución. Admitiendo un coeficiente de variación del 10%, la longitud de itinerario aconsejable, para el censo total, sería de 1,7 veces la realizada (233 Km). Por otra parte, para machos jóvenes y crías de esta especie, el número de datos obtenido no ha alcanzado ni siquiera el mínimo aconsejable para su tratamiento; en estos dos casos el esfuerzo requeriría multiplicarse por tres, y utilizando siempre las longitudes parciales de los

itinerarios, y sus repeticiones, de forma acumulada (como se han tratado aquí) y no replicada. En este sentido, Zejda (1984) observó, con el corzo, que los coeficientes de variación de la densidad decrecían con la longitud del itinerario, existiendo una correlación positiva entre la longitud del transecto y la densidad de población.

La distribución de la densidad por biotopos en relación con la visibilidad, los ritmos de actividad y comportamiento de grupo, concuerda con los resultados de otros autores (Braza 1975, Jodra 1981, Sage 1983, Gavin 1984, Fandos 1986, Samuel *et al.* 1987). Este último y Caughley (1977), destacan el aumento del tamaño de grupo con la densidad, efecto constatado en la raña con el ciervo.

Los resultados ofrecidos hasta ahora para España no permiten todavía extraer conclusiones definitivas sobre la distribución geográfica de densidades, dada su escasez y lo disperso de la información según especies, métodos y peculiaridades de las respectivas áreas de estudio (véase, por ejemplo, la aproximación de Sáez-Royuela y Tellería 1984, a este problema). Sin embargo, todo parece indicar que el cerramiento de los terrenos, la ausencia significativa de depredación y la falta de planes adecuados de aprovechamiento cinegético inciden negativamente en muchos casos sobre la calidad de las poblaciones de ungulados por los niveles de sobresaturación del medio. En general, la mitad meridional de la Península Ibérica sufre estos efectos. Regiones como Montes de Toledo y Sierra Morena, en su mayor parte cercadas para delimitar las grandes fincas privadas, o estatales (Quintos de Mora y Lugar Nuevo), Cazorla (Fandos 1986) y Doñana (Rogers *et al.* 1980, Venero 1984), son un ejemplo de las circunstancias descritas.

En contraste, en el norte, Tellería *et al.* (1984) (por batidas) aportan unos valores (en ind/100Ha) de 0,012 para el ciervo y 0,060 para el gamo (ciervo + gamo + corzo = 0,472), en la provincia de Burgos, evidentemente, muy inferiores a los nuestros: 34 y 3, respectivamente (37 despreciando la presencia de corzo), y destacan la importancia de depredadores, como el lobo, en el control de las poblaciones. Palomero *et al.* (1984) encuentran para el ciervo, en la Reserva Nacional de Caza de Saja (Cantabria), una densidad (entre 6 y 12 ind/100 ha) muy superior a la calculada como óptima, en función de

las características del medio (entre 1 y 2 ind/100 ha). En Francia (Klein *et al.* 1988) la densidad media para los cérvidos varía entre 0,1 y 7 ind/100 ha, estando representada el 59% de la superficie por valores inferiores a 1 ind/100 ha, y en el sur de Polonia (Bobek *et al.* 1984), no sobrepasa los 3 ind/100 ha. Estas cifras, consideradas como orientativas, contrastan con las altas densidades encontradas en nuestra área de estudio e inducen a un replanteamiento de la gestión cinegética efectuada hasta el momento en nuestro país.

Otras técnicas de censo han sido aplicadas: batidas (Sáez-Royuela *et al.* 1981, Tellería *et al.* 1984, 1986), conteos de excrementos (Neff 1968, Bailey *et al.* 1981, Rowland *et al.* 1984), conteos de rastros (Batcheler 1975, Mooty *et al.* 1984), etc. Cada cual presenta sus problemas específicos y sus condiciones idóneas de ejecución. De la técnica aquí aplicada destaca su economía en recursos materiales y humanos y su alta rentabilidad, si bien todos los métodos cuentan con el aval del control de la fiabilidad de sus resultados. No ocurre lo mismo con las estimas efectuadas por la guardería de los terrenos gestionados por las Administraciones Públicas. Estos procedimientos, basados generalmente en conteos desde puntos de observación de visibilidad preferente, intentan obtener números totales, sin referencia a unidad de espacio o tiempo y sin la posibilidad de controlar el error cometido. Durante los dos años previos al censo actual se llevaron a cabo, en Quintos de Mora, sendos conteos por el procedimiento comentado. Los números obtenidos con relación al presente censo son inferiores para el ciervo y superiores para el gamo, aunque los totales caen dentro de los intervalos de confianza dados para este estudio; entre sexos y edades, las diferencias son mayores. La posibilidad de repetir contactos en días sucesivos y áreas diferentes no separadas suficientemente (teniendo en cuenta los grandes dominios vitales de ciervo y gamo), o de infravalorar la población, como normalmente sucede, por menospreciar el uso del monte (donde la visibilidad es mucho menor), es improbable y, en consecuencia, los resultados pueden considerarse arbitrarios.

La aplicación de métodos científicos en los programas de gestión de la naturaleza es ineludible para dirigir un aprovechamiento cinegético racional y eficaz. En este sentido, en España se constata la urgente necesidad de intensificar el esfuerzo invertido en la

aplicación de los métodos comentados, incluidos en programas de estudio de manejo de poblaciones cinegéticas extensivos a todo el territorio.

Bibliografía

- ALVAREZ, F., BRAZA, F., AZCARATE, T., AGUILERA, E. y MARTIN, R. 1981. Circadian activity rhythms in a vertebrate community of Doñana National Park. *Actas XV Congr. Intern. Fauna Cinegética y Silvestre*. Trujillo. Cáceres.
- BAILEY, R. E. y PUTMAN, R. J. 1981. Estimation of Fallow Deer (*Dama dama*) populations from faecal accumulation. *J. Appl. Ecol.*, 18: 697-702.
- BATCHELER, C. L. 1975. Development of a distance method for deer census from pellet groups. *J. Wildlife Manage.*, 39: 641-652.
- BOBEK, B., BOYCE, M. S. y KOSOBUECKA, M. 1984. Factors affecting red deer (*Cervus elaphus*) population density in Southeastern Poland. *J. Appl. Ecol.*, 21: 881-890.
- BRAZA, F. 1975. Censo del Gamo (*Dama dama*) en Doñana. *Naturalia Hispanica* 3: 1-27.
- BRAZA, F., ALVAREZ, F., GELDOLF, R. y BYLOO, H. 1984. Desplazamientos de ungulados silvestres a través de una zona de ecotono en Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 275-287.
- BRENNAN, L. A. y BLOCK, W. M. 1986. Line transect estimates of mountain quail density. *J. Wildlife Manage.*, 50: 373-377.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R. y LAAKE, J. L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monogr.*, 72: 1-202.
- CARRANZA, J. 1986. Configuración espacial de los grupos mixtos en el ciervo (*Cervus elaphus* L.) durante el período de celo. *Misc. Zool.*, 10: 347-352.
- CAUGHLEY, G. 1977. *Analysis of Vertebrate Populations*. John Wiley & Sons.
- CHAPMAN, D. y CHAPMAN, N. 1975. *Fallow Deer. Their history, distribution and biology*. Terence Dalton Limited. Lavenham. Suffolk.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. *Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes*. Edinburgh Univ. Press.

- CORBET, G. B. y SOUTHERN, H. N. (eds.). 1977. *The Handbook of British Mammals*. 2ª ed. The Mammal Society. Blackwell Scientific Publ.
- DELINCE, J. 1986. Robust density estimation through distance measurements. *Ecology*, 67: 1576-1581.
- EBERHARDT, L. L. 1978. Transect methods for population studies. *J. Wildlife Manage.* 42: 1-31.
- FANDOS, P. 1986. *Aspectos ecológicos de la población de Cabra Montés (Capra pyrenaica Schinz, 1838) en las Sierras de Cazorla y Segura (Jaén)*. Tesis Doctoral. Univ.Complutense Madrid.
- FREDDY, D. J., BRONAUGH, W. M. y FOWLER, M. C. 1986. Responses of mule deer to disturbance by persons a foot and snow-mobiles. *Wildlife Soc. Bull.*, 14: 63-68.
- GAVIN, T. A. SURING, L. H., VOHS, P. A. y MESLOW, E. C. 1984. Population characteristics, spatial organization, and natural mortality in the Columbian White-tailed Deer. *Wildlife Monogr.*, 91: 1-41.
- GUITIAN, J. y BERMEJO, T. 1987. Aplicación de dos métodos de censo de corzo (*Capreolus capreolus*) en una población de las montañas cantábricas occidentales. *Munibe*, 39: 59-63.
- JODRA, P. J. 1981. Parámetros de gregarismo del gamo (*Dama dama*) en el Coto de Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 8: 237-289.
- KLEIN, F., TATIN, D. y BOISAUBERT, B. 1988. Le Cerf (*Cervus elaphus*) en France. Résultats de l'inventaire zoogéographique des massifs forestiers à cerfs (1985)". *Bull. Mensuel, O.N.C.*, 121: 7-12.
- M.A.P.A. 1985. *Anuario de Estadística Agraria*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- MOOTY J. J. 1984. The relationship between White-tailed Deer track counts and pellet-group surveys. *J. Wildlife Manage.*, 48:275-279.
- MORA, J. 1988. Los macronúmeros de la caza. *Anuario El País*. PRISA. Madrid.
- MUÑOZ, J. 1976. *Los Montes de Toledo. Estudios de Geografía Física*. Dpto. Geografía Univ. Oviedo. Instituto J. S. Elcano (C.S.I.C.).Oviedo.
- NEFF, D. J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *J. Wildlife Manage.* 32: 597-614.

- OJEDA, J., BRAZA, F., ALVAREZ, F. y AZCARATE, T. 1983. La población de gamos del Parque Nacional de Doñana en 1979. *Doñana, Acta Vert.*, 10: 221-224.
- PALOMERO, G. y NORES, C. 1984. Aspectos poblacionales y cinegéticos de los venados (*Cervus elaphus* L.) de los Montes de Uceda (Reserva Nacional de Saja, Cantabria), con algunas consideraciones metodológicas. *Anal. Inst. Est. Agropecuarios*, 6: 25-44.
- PEINADO, M. y MARTINEZ, J. M. 1985. *El paisaje vegetal de Castilla-La Mancha*. Monografías 2. Serv Publ. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Toledo.
- PUCEK, Z., BOBEK, B., LABUDZKI, L., MILKOWSKI, L., MOROW, K. y TOMEK, A. 1975. Estimates of density and number of ungulates. *Pol. Ecol. Stud.*, 1: 121-136.
- ROBINETTE, W. L., LOVELESS, C. M. y JONES, D. A. 1974. Field tests of strip census methods. *J. Wildlife Manage.*, 38: 81-96.
- ROGERS, P. M. y MYERS, K. 1980. Animal distributions, landscape classification and wildlife management, Coto Doñana, Spain. *J. Appl. Ecol.*, 17: 545-565.
- ROWLAND, M. M., WHITE, G. C. y KARLEN, E. M. 1984. Use of pellet-group plots to measure trends in deer and elk populations. *Wildlife Soc. Bull.*, 12: 147-155.
- SÁEZ-ROYUELA y TELLERÍA, J. L. 1981. El jabalí (*Sus scrofa* L.) en Castilla la Vieja (España). *Proceed. XV Congr. Intern. de Fauna Cinegética y Silvestre*. Trujillo. Cáceres.
- SÁEZ-ROYUELA, C. y TELLERÍA, J. L. 1984. Caracteristiques generales des communantes d'ongules des Montagnes d'Espagne. *Acta Biol. Mont*, IV: 383-388.
- SAGE, R. W., TIERSON, W. C., MATTFELD, G. F. y BEHREND, D. F. 1983. White-tailed Deer visibility and behavior along forest roads. *J. Wildlife Manage.*, 47: 940-953.
- SAMUEL, M. D., GARTON, O. E., SCHLEGEL, M. W. y CARSON, R. G. 1987. Visibility bias during aerial surveys of elk in Nothcentral Idaho. *J. Wildlife Manage.*, 51: 622-630.
- SORIGUER, R. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*, L.) en Andalucía Occidental. *Doñana, Acta Vert.*, 8:1-379.
- TELLERÍA, J. L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raices. Madrid.
- TELLERÍA, J. L. y SÁEZ-ROYELA, C. 1984. The large mammals of Central Spain. An introductory view. *Mammal Rev.*, 14: 51-56.

- VENERO, J. L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana- España. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 1- 130.
- ZEJDA, J. 1984. Road strip transects for estimating field Roe Deer density. *Folia Zool.*, 33: 109-124.
- ZEJDA, J. 1985. Field transects for Roe Deer census. *Folia Zool.*, 34: 209-215.

Apéndice 1. Densidades de ciervo y gamo por diferentes estimadores. D = densidad. ES = error estándar. CV = coeficiente de variación (%). I95 = intervalo de confianza de probabilidad del 95%. CD = coeficiente de detección. N = núm. de datos. N1 = núm. de datos de la banda 1. * = estimadores no utilizados en la densidad media.

Ciervos, total

Longitud	116.550 m
Distancia máxima	375 m
Superficie de censo	8.741,25 ha
Núm. de clases de distancia	9
Núm. de datos	1.595

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,3033	0,0153	5,04	0,273-0,333
EXP. POLIN.	0,5230	0,0292	5,59	0,466-0,580
EXP. NEGAT.	0,3643	0,0156	4,27	0,334-0,395
SEMINORM.	0,2820	0,0095	3,38	0,263-0,300

KELKER	0,3461	Banda = 30 m. N = 242		
EMLN	0,2492	CD = 0,73. N1 = 242. Nueve bandas		

Densidad media = 0,3447 ind/ha (34 ind/100 ha)

Ciervos, por tipos

Longitud	116.550 m
Distancia máxima	375 m
Superficie de censo	8.741,25 ha

MACHO ADULTO

N = 424. Siete clases

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,0733	0,0047	6,41	0,064-0,083
EXP. POLIN.*	0,1323	0,0149	11,25	0,103-0,162
EXP. NEGAT	0,0863	0,0074	8,55	0,072-0,101
SEMINORM	0,0710	0,0047	6,67	0,062-0,080

KELKER	0,0815	Banda = 20 m. N = 38.		
EMLN *	0,0585	CD = 0,83. N1 = 73. Siete bandas.		

Densidad media = 0,0780 ind/ha (8 ind/100 ha)

HEMBRA

N = 733. Ocho clases.

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,1360	0,0104	7,64	0,116-0,156
EXP. POLIN.	0,1400	0,0058	4,16	0,129-0,151
EXP. NEGAT.	0,1673	0,0106	6,33	0,147-0,188
SEMINORM.	0,1299	0,0065	5,01	0,117-0,143

KELKER	0,1780	Banda = 20m. N = 83.		
EMLN	0,1144	CD = 0,73. N1 = 125. Ocho bandas		

Densidad media = 0,1443 ind/ha (14 ind/100 ha)

MACHO JOVEN

N = 96. Seis clases.

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,0197	0,0031	15,92	0,014-0,026
EXP. POLIN. *	0,0292	0,0069	23,63	0,016-0,043
EXP. NEGAT.	0,0186	0,0034	18,19	0,012-0,025
SEMINORM.	0,0148	0,0021	14,34	0,011-0,019

KELKER 0,0193 Banda = 20 m. N = 9.

EMLN 0,0151 CD = 0,73. N1 = 22. Seis bandas.

Densidad media = 0,0175 ind/ha (2 ind/100 ha)

CRÍA

n = 273. Ocho clases.

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,0579	0,0053	9,23	0,047-0,068
EXP. POLIN. *	0,0878	0,0120	13,65	0,064-0,111
EXP. NEGAT.	0,0603	0,0063	10,45	0,048-0,073
SEMINORM.	0,0472	0,0039	8,25	0,040-0,055

KELKER 0,0686 Banda = 20 m. N = 32.

EMLN * 0,0422 CD = 0,74. N1 = 41. Nueve bandas.

Densidad media = 0,0585 ind/ha (6 ind/100 ha)

Ciervos, por líneas**LINEA 1**

Longitud	15.280 m
Distancia máxima	100 m
Superficie de censo	305,6 ha
Núm. de clases de distancia	5
Núm. de datos	56

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,5977	0,1020	17,1	0,398-0,798
EXP. POLIN.	0,5531	0,1699	30,7	0,220-0,886
EXP. NEGAT.	0,4403	0,0977	22,18	0,249-0,632
SEMINORM.	0,2926	0,0526	17,96	0,190-0,396

KELKER 0,4581 Banda = 20 m. N = 28.

EMLN 0,4581 CD = 0,4. N1 = 28. Cinco bandas

Densidad media = 0,4667 ind/ha (47 ind/100 ha)

LINEA 2

Longitud	11.000 m
Distancia máxima	350 m
Superficie de censo	770 ha
Núm. de clases de distancia	6
Núm. de datos	51

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,1185	0,0191	16,09	0,081-0,156
EXP. POLIN.*	0,1874	0,0628	33,5	0,064-0,310
EXP. NEGAT.	0,1374	0,0330	24,03	0,073-0,202
SEMINORM.	0,1152	0,0212	18,4	0,074-0,157

KELKER 0,0939 Banda = 150 m. N = 31.

EMLN 0,1403 CD = 0,47. N1 = 18. Seis bandas.

Densidad media = 0,1211 ind/ha (12 ind/100 ha)

LINEA 3

Longitud 15.730 m
 Distancia máxima 300 m
 Superficie de censo 943,8 ha
 Núm. de clases de distancia 5
 Núm. de datos 64

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,1011	0,0169	16,72	0,068-0,134
EXP. POLIN.*	0,1826	0,0560	30,66	0,073-0,292
EXP. NEGAT.*	0,1223	0,0270	22,10	0,069-0,175
SEMINORM.	0,0991	0,0172	17,33	0,065-0,133

KELKER 0,0954 Banda = 60 m. N = 18.
 EMLN 0,0954 CD = 0,7. N1 = 18. Cinco bandas.

Densidad media = 0,0978 ind/ha (10 ind/100 ha)

LINEA 4

Longitud 12.230 m
 Distancia máxima 300 m
 Superficie de censo 733,8 ha
 Núm. de clases de distancia 7
 Núm. de datos 490

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER *	0,3924	0,0959	24,44	0,204-0,580
EXP. POLIN.*	1,8240	0,2102	11,52	1,410-2,240
EXP. NEGAT.	1,1970	0,0956	7,99	1,009-1,384
SEMINORM.	1,0670	0,0648	6,07	0,940-1,194

KELKER * 0,6848 Banda = 80 m. N = 134.
 EMLN 1,2783 CD = 0,52. N1 = 134. Siete bandas.

Densidad media = 1,1808 ind/ha (118 ind/100 ha)

LINEA 5

Longitud 5.820 m
 Distancia máxima 375 m
 Superficie de censo 436,5 ha
 Núm. de clases de distancia 4
 Núm. de datos 329

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	1,2000	0,1157	9,64	0,974-1,427
EXP. POLIN.*	1,9740	0,2832	14,35	1,419-2,529
EXP. NEGAT.	1,2200	0,1228	10,07	0,980-1,461
SEMINORM.	1,0050	0,0783	7,79	0,812-1,159

KELKER 1,1168 Banda = 100. N = 130.
 EMLN 1,1913 CD = 0,63. N1 = 130. Cuatro bandas

Densidad media = 1,1466 ind/ha (115 ind/100 ha)

LINEA 6

Longitud	11.380 m
Distancia máxima	300 m
Superficie de censo	682,8 ha
Núm. de clases de distancia	7
Núm. de datos	160

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,4588	0,0384	8,36	0,384-0,534
EXP. POLIN.*	0,7789	0,1159	14,89	0,552-1,006
EXP. NEGAT*	0,6520	0,0826	12,67	0,490-0,814
SEMINORM.	0,4980	0,0500	10,04	0,400-0,596

KELKER	0,3954	Banda = 50 m. N = 45.		
EMLN	0,4613	CD = 0,51. N1 = 45. Siete bandas.		

Densidad media = 0,4534 ind/ha (45 ind/100 ha)

LINEA 7

Longitud	12.260 m
Distancia máxima	300 m
Superficie de censo	735,6 ha
Núm. de clases de distancia	6
Núm. de datos	68

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,1775	0,0240	13,54	0,130-0,224
EXP. POLIN.	0,3305	0,0867	26,23	0,161-0,501
EXP. NEGAT.	0,3000	0,0568	18,94	0,189-0,411
SEMINORM.	0,1900	0,0296	15,60	0,132-0,248

KELKER	0,3806	Banda = 30 m. N = 28.		
EMLN	0,2284	CD = 0,41. N1 = 28. Seis bandas.		

Densidad media = 0,2678 ind/ha (27 ind/100 ha)

LINEA 8

Longitud	15.860 m
Distancia máxima	300 m
Superficie de censo	951,6 ha
Núm. de clases de distancia	6
Núm. de datos	75

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,3510	0,0474	13,51	0,258-0,444
EXP. POLIN.	0,6154	0,0747	12,14	0,469-0,762
EXP. NEGAT.	0,7494	0,1249	16,66	0,505-0,994
SEMINORM.	0,3965	0,0569	14,35	0,285-0,508

KELKER	0,8039	Banda = 20 m. N = 51.		
EMLN	0,3216	CD = 0,25. N1 = 51. Seis bandas.		

Densidad media = 0,5396 ind/ha (54 ind/100 ha)

LINEA 9

Longitud	11.170 m
Distancia máxima	220 m
Superficie de censo	491,5 ha
Núm. de clases de distancia	7
Núm. de datos	165

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,5057	0,0730	14,42	0,363-0,649
EXP. POLIN.*	1,0520	0,1289	12,25	0,800-1,305
EXP. NEGAT.	0,8314	0,1063	12,79	0,623-1,040
SEMINORM.	0,6774	0,0678	10,01	0,545-0,810

KELKER 0,5521 Banda = 60 m. N = 74.
 EMLN 0,5270 CD = 0,64. N1 = 37. Siete bandas.

Densidad media = 0,6187 ind/ha (62 ind/100 ha)

Gamos, total

Longitud	148.820 m
Distancia máxima	275 m
Superficie de censo	8.158,1 ha
Núm. de clases de distancia	5
Núm. de datos	175

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,0214	0,0052	24,48	0,011-0,032
EXP. POLIN.*	0,0573	0,0113	19,81	0,035-0,079
EXP. NEGAT.	0,0370	0,0051	13,69	0,027-0,047
SEMINORM.	0,0349	0,0036	10,44	0,028-0,042

KELKER 0,0331 Banda = 150 m. N = 148.
 EMLN 0,0274 CD = 0,78. N1 = 56. Cuatro bandas.

Densidad media = 0,0307 ind/ha (3 ind/100 ha)

Gamos, por tipos

Longitud	148.820 m
Distancia máxima	275 m
Superficie de censo	8.158,1 ha

MACHO ADULTO

Núm. de clases de distancia	7
Núm. de datos	53

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER*	0,0030	0,0025	84,37	0,000-0,008
EXP. POLIN.*	0,0180	0,0061	33,77	0,006-0,030
EXP. NEGAT.	0,0126	0,0030	23,79	0,007-0,018
SEMINORM.	0,0111	0,0020	18,18	0,0007-0,015

KELKER 0,0101 Banda = 150 m. N = 45.
 EMLN 0,0094 CD = 0,69. N1 = 11. Siete bandas.

Densidad media = 0,0108 ind/ha (1 ind/100 ha)

HEMBRA

Núm. de clases de distancia 7
 Núm. de datos 79

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,0169	0,0022	13,29	0,013-0,021
EXP. POLIN.*	0,0276	0,0076	27,59	0,013-0,043
EXP. NEGAT.	0,0199	0,0038	19,22	0,012-0,027
SEMINORM.	0,0167	0,0025	14,87	0,012-0,022

KELKER 0,0152 Banda = 150. N = 68.
 EMLN 0,0188 CD = 51. N1 = 22. Siete bandas.

Densidad media = 0,0175 ind/ha (2 ind/100 ha)

MACHO JOVEN

Núm. de clases de distancia 5
 Núm. de datos 18

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,0012	0,0011	95,49	0,000-0,003
EXP. POLIN.*	0,0051	0,0032	62,23	0,000-0,011
EXP. NEGAT.	0,0027	0,0013	46,67	0,000-0,005
SEMINORM.	0,0028	0,0010	35,13	0,001-0,005

KELKER 0,0029 Banda = 150. N = 13.
 EMLN 0,0024 CD = 0,90. N1 = 5. Cuatro bandas.

Densidad media=0,0027 ind/ha (0,3 ind/100 ha)

CRÍA

Núm. de clases de distancia 5
 Núm. de datos 25

Estimadores	Dind/Ha	ES	CV	I95%
S. FOURIER	0,0009	0,0012	134,06	0,000-0,003
EXP. POLIN.*	0,0078	0,0039	50,43	0,000-0,016
EXP. NEGAT.	0,0050	0,0018	36,65	0,001-0,009
SEMINORM.	0,0050	0,0014	27,65	0,002-0,008

KELKER 0,0049 Banda = 150. N = 22.
 EMLN 0,0044 CD = 0,69. N1 = 9. Cuatro bandas.

Densidad media=0,0048 ind/ha (0,5 ind/100 ha)

CAPÍTULO 2

VARIACIÓN MORFOLÓGICA E IDENTIFICACIÓN DE EXCREMENTOS DE CÉRVIDOS.

[Georgina ALVAREZ. 1994. Morphological variability and identification of deer pellets in central Spain. *Folia Zool.*, 43: 25-37]

Resumen

Se estudió la variación morfológica de excrementos de ciervo y gamo para determinar el riesgo de identificación incorrecta de estas especies. Aunque las diferencias estacionales fueron la principal fuente de variación, también se encontraron diferencias morfológicas entre excrementos de individuos de distintas clases de edad y sexo. Tanto la morfología promedio anual como las estacionales difirieron entre clases de individuos y el porcentaje de clasificación correcta decreció cuando el número de clases de individuos incrementó. Las implicaciones de estos resultados para la gestión variaron de acuerdo con el tipo de estudio. Cuando las muestras de excrementos pudieron ser seleccionadas (p.ej., en los estudios de alimentación), la identificación visual redujo la dispersión morfológica y por ello el riesgo de clasificación errónea de las clases de individuos. Sin embargo, cuando cada muestra tuviera que ser identificada (p. ej., en conteos de grupos de excrementos y algunos estudios de uso del hábitat), y estuvieran implicadas más de dos clases de individuos, los excrementos debían ser tratados muy cuidadosamente.

2.1. Introducción

Los excrementos han sido muy utilizados en estudios de dieta (Vavra *et al.* 1978, Gill *et al.* 1983, Maizeret *et al.* 1986, Holířová *et al.* 1986, etc.), uso del hábitat (Charles *et al.* 1977, Cairns y Telfer 1980, etc.), y estimas de tamaño de población de ungulados (Neff 1968, Batcheler 1975, Bailey y Putman 1981, etc.). Varios autores han hecho constar, no obstante, el riesgo de clasificación errónea de los excrementos de diferentes especies o clases de individuos. Por ejemplo, Bailey y Putman (1981) discutieron este riesgo y otras posibles fuentes de error en el uso de excrementos para evaluar tendencias de población, y en algunos estudios de alimentación solo se han utilizado excrementos de animales conocidos (Anthony y Smith 1974, Rowland *et al.* 1983). Por el contrario, en algunos estudios monoespecíficos se ha encontrado que el tamaño permite un alto grado de diferenciación entre sexos y edades (Bubenik 1982, MacCracken y Ballenberghe 1987). En general, la mayoría de los estudios asumen la identificación correcta del material al nivel de especie. Sin embargo, la clasificación de excrementos es poco fiable cuando se trabaja simultáneamente con varias especies, situación para la que se ha recomendado especialmente el método del conteo de grupos de excrementos o el análisis de excrementos (Chapman y Chapman 1975). En una revisión de este tipo de estudios, Neff (1968) encontró una variación entre observadores del 24 al 55% con respecto a un grupo control, concluyendo además que los fallos de identificación suponían la principal fuente de error. Para evitar este problema y disminuir el error, Howard y DeLorenzo (1974) diferenciaron muestras de excrementos de distintas especies mediante su pH.

En este trabajo se analiza la variación intra- e interespecífica, a lo largo de un ciclo anual, de excrementos de ciervo y gamo procedentes de animales conocidos, haciendo especial hincapié en los cambios estacionales. El objetivo principal es determinar el riesgo de error debido a clasificación incorrecta en 5 casos de estudio que varían en el número de clases de individuos estudiadas. Finalmente, se prueba la fiabilidad de la clasificación de excrementos procedentes de individuos no conocidos de ambas especies, utilizados previamente en estudios de dieta (Alvarez y Ramos 1991a,b).

2.2. Material y Métodos

2.2.1. Origen del material y biometría

Los análisis se realizaron a partir de una colección de excrementos de ciervo (C) y gamo (G) obtenidos a partir de animales de edad y sexo conocidos (grupo control), en Quintos de Mora (España central, 39°25'N, 4°04'O) entre octubre de 1986 y agosto de 1987. El área de estudio fue descrita por Alvarez (1988). Se recorrieron mensualmente un conjunto de transectos que atravesaban todos los hábitats del área de estudio, recogiendo los excrementos recién defecados de todos los individuos observados, y clasificándolos como pertenecientes a machos (M), hembras (H), crías (menos de 1 año), jóvenes (entre 1 y 2 años) y adultos (más de 2 años). El individuo fue la unidad de análisis. Los tamaños de muestra mensuales y anuales (número de individuos) según clases de sexo y edad se muestran en la Tabla 1.

Simultáneamente, se recogieron excrementos frescos depositados por animales no conocidos (grupo test) para el estudio de la dieta (Alvarez y Ramos 1992). Dentro de cada clase de sexo y edad, la unidad de análisis fue definida como una muestra de varios grupos de excrementos recogidos por hábitat y mes. Estos excrementos fueron clasificados a partir de la experiencia de campo y por comparación con los excrementos del grupo control (Tabla 1).

Los excrementos de ambas muestras, test y control, secados al aire libre fueron medidos por una persona a 0,1 mm de precisión. Se hicieron ocho medidas (Fig. 1), a partir de las cuales se calcularon ocho índices (Simpson *et al.* 1960):

- 1) (TOL) Longitud total: longitud máxima desde la punta al punto medio en la base del excremento;
- 2) (MAB) Diámetro máximo del cuerpo: diámetro máximo del cuerpo del excremento medido en el punto medio de TOL;

3) (MIB) Diámetro mínimo del cuerpo: diámetro perpendicular a MAB, medido en el punto medio de TOL;

	Ciervo		Gamo		Ciervo	Gamo
	N*	N	N*	N	N	N
Machos adultos (M)	60	36	116	36	41	39
Hembras adultas (H)	146	36	36	36	39	39
Machos 1-2 años (V)		23				
Hembras 1-2 años (S)		31				
Crías (C)		36			39	37
Total	206	162	152	72	119	115

Tabla 1. Tamaño de muestra de los grupos control (izquierda) y test (derecha) de excrementos de ciervo y gamo recogidos en España central (1986-1987). N* y N: tamaños de muestra utilizados, respectivamente, en los análisis de componentes principales (ACP) y discriminante (AD).

4) (BL) Longitud del cuerpo: longitud máxima desde el punto de inflexión del cuerpo con la punta a la mitad de la base;

5) (MDI) Diámetro mínimo en el punto de inflexión del cuerpo con la base;

6) (MAD) Diámetro máximo de la base: diámetro máximo medido a 2 mm desde el punto más saliente de la base a lo largo del eje longitudinal del excremento;

7) (MID) Diámetro mínimo de la base: diámetro perpendicular a MAD medido a 2 mm del punto más saliente de la base sobre el eje longitudinal del excremento;

8) (TIL) Longitud de la punta: diferencias entre TOL y BL.

Indices:

1) BLTOL: $(BL/TOL) \times 100$

2) MIBMAB: $(MIB/MAB) \times 100$

3) MIDMAD: $(MID/MAD) \times 100$

4) TMDI: $(TIL/MDI) \times 100$

5) MABBL: $(MAB/BL) \times 100$

6) MIBBL: $(MIB/BL) \times 100$

7) MADMAB: $(MAD/MAB) \times 100$

8) MADMIB: $(MAD/MIB) \times 100$

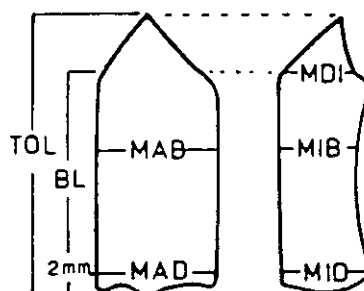


Figura 1. Variables morfológicas medidas en excrementos de ciervo y gamo en España central.

2.2.2. Tipología de los excrementos

Se encontraron dos tipos de excrementos. La mayoría acababan en punta, pero algunos de ciervo (12,3%) y de machos de gamo (1,8%) presentaban dos morfologías diferentes dentro de la misma defecación: redondeados y acabados en punta. Puesto que se encontraron diferencias significativas en varias medidas entre ambos tipos de excrementos, se eliminaron todos los redondeados para reducir la varianza de los datos.

Para cada individuo de los grupos test y control se calculó la media y desviación estándar de las ocho medidas de excrementos definidas, utilizando para ello un tamaño de muestra mayor que el necesario para el 95% de fiabilidad (Southwood 1966).

2.2.3. Clasificación anual inter- e intraespecífica

Se usó el análisis discriminante para determinar la combinación lineal de medidas e índices que optimizaba la diferenciación morfológica entre los grupos de excrementos de las diferentes clases de animales del grupo control, y la manera en la cual el porcentaje de

clasificación correcta con estas funciones discriminantes variaba con arreglo al número de clases de individuos considerados. Todas las medidas y los índices MABBL, MIBBL, MADMAB y MADMIB fueron transformados logarítmicamente (Zar 1984, Fowler y Cohen 1986), mientras que para el resto de los índices se aplicó una transformación angular. El estadístico Mahalanobis'D se utilizó para probar la equivalencia de las medidas entre cada par de clases de individuos. La matriz de clasificación fue resuelta por el procedimiento Jackknife (Sneath y Sokal 1973). Además se realizó un análisis de correlación canónico entre las variables introducidas (medidas e índices) y las variables dummy representando el conjunto de medias para encontrar las funciones discriminantes. Así, se representaron la primera y segunda variables canónicas para mostrar cómo los conjuntos de medias diferían entre sí (Pielou 1977). Para interpretar la influencia de las variables sobre cada factor discriminante, se consideró directamente el peso de cada variable en el factor, medido por el coeficiente estandarizado de cada variable canónica. Las correlaciones entre los factores discriminantes y las variables originales, recomendadas por Williams (1981), no fueron calculadas debido a la homogeneidad en la unidad de medida de las variables originales.

Se efectuaron cinco análisis discriminantes correspondientes a los cinco casos de estudio: A) diferenciación entre especies, incluyendo solamente datos de machos y hembras adultos de cada especie; B) diferenciación entre cuatro clases de sexo y especies, machos y hembras de ciervo y gamo; C) diferenciación entre cinco clases de ciervo por edad y sexo, suponiendo la ausencia de gamo en el área de estudio; D) Diferenciación entre machos y hembras de gamo, asumiendo la ausencia de ciervo en el área de estudio; E) diferenciación entre las siete clases de los casos C) y D), suponiendo la coexistencia de ambas especies, como ocurre en el área de estudio. El tamaño de muestra de las clases de individuos fue homogeneizado para cada caso de estudio por selección aleatoria entre las muestras de cada mes del año de estudio (ver tamaños de muestra en la Tabla 1). Los análisis discriminantes de los casos de estudio A, B y C fueron repetidos después de incluir una nueva variable, el volumen del excremento ($Vol = TOL \times MAB \times MIB$), tal como es definido por MacCracken y Van Ballenberghe (1987).

2.2.4. Análisis de la variación estacional

Los períodos con la mayor diferenciación en la morfología de los excrementos fueron previamente determinados analizando, mediante análisis de componentes principales (PCA), la variación temporal del tamaño y forma en cada clase de adultos control de ciervo y gamo (machos y hembras). Se utilizaron las ocho medidas como variables y los meses como casos en los PCAs (véanse tamaños de muestra en la Tabla 1). Los datos fueron transformados logarítmicamente en todos los análisis debido a la ausencia de multinormalidad. Los PCAs revelaron un patrón similar de variación estacional para machos y hembras adultos de ciervo (C) y gamo (G). El primer componente principal de los cuatro análisis acumuló entre el 55% (HG) y el 43% (MG y HC) de la varianza explicada. La situación de los meses en el espacio factorial definido por los 2 primeros factores sugirió su agrupamiento en tres períodos representados por los siguientes meses: abril-mayo (primavera), junio-julio (verano), octubre-enero (resto del año).

Para valorar el efecto de la variación estacional sobre la diferenciación entre clases de individuos, se efectuó un análisis discriminante con una muestra de cada uno de los tres períodos resultantes de los PCAs, utilizando transformación logarítmica, angular y mediante raíz cuadrada. Dados los pequeños tamaños de muestra (n) obtenidos estacionalmente, los n requeridos fueron obtenidos considerando una desviación estándar del 5% de la media (Southwood 1968).

1.2.5. Comparaciones control-test

Para determinar si los excrementos del test habían sido correctamente clasificados se realizó una comparación control-test. Para ello los excrementos del grupo test de los adultos de ambos sexos y especies fueron incorporados a la función discriminante para diferenciar estas clases de individuos a partir de la función discriminante constituida con las muestras control. Se realizó, también, un análisis discriminante utilizando los

excrementos de los adultos de ambos sexos y especies de la muestra test para comparar la magnitud de la diferenciación entre las clases de individuos en los dos análisis. De nuevo se homogeneizó el tamaño de muestra de las clases de individuos por selección aleatoria en cada estación durante el año de estudio (véase Tabla 1).

2.3. Resultados

2.3.1. Clasificación de la morfología media anual de los excrementos

Pudieron distinguirse significativamente ($p > 0,01$) al menos siete clases de edad y sexo de ciervo y gamo, mediante el análisis discriminante de los excrementos (Tabla 2). El porcentaje de clasificación correcta disminuía a medida que el número de clases consideradas en los análisis incrementaba, desde 79,3% de casos correctamente clasificados entre las especies de ciervo y gamo, a un 51,3% cuando se consideraron siete clases de individuos de ambas especies. Además, hubo una notable reducción en la proporción de clasificación correcta de ciertas clases de individuos, particularmente hembras adultas de ciervo, de 51,4% en el análisis B a 21,6% en E (Tabla 2). Estos niveles de clasificación correcta requerían un número diferente de variables en la función discriminante. Seis de las ocho medidas y dos de los ocho índices calculados (MIDMAD y MIBMAB) entraron en las funciones discriminantes. El volumen de los excrementos no mejoró significativamente el valor explicativo de los modelos predictivos generados en los casos de estudio A, B, y C. Su inclusión mejoró el porcentaje de clasificación correcta de individuos juveniles sin afectar a la diferenciación entre adultos o interespecífica (machos jóvenes 56,5% vs 47,8%, hembras jóvenes 72,4% vs 69,0% en C). En consecuencia, el volumen no fue incluido en el resto de los análisis.

Generalmente, los excrementos de ciervo fueron más largos y más cilíndricos que los de gamo, los cuales tenían puntas agudas y cuerpos irregulares. La longitud de los excrementos y el diámetro incrementaron con la edad del animal; siendo los de los machos mayores que los de las hembras en cada clase de edad considerada (Fig. 2).

A		B		C		D		E	
2 especies		2 sp. (2 sexos)		1 sp. (ciervo)		1 sp. (gamo)		total (2 sp.)	
2 clases		4 clases		5 clases		2 clases		7 clases	
Clases	%	Clases	%	Clases	%	Clases	%	Clases	%
Ciervo	80,8	Mciervo	52,8	Mciervo	61,1	Mgamo	77,8	Mciervo	47,2
Gamo	77,8	Hciervo	51,4	Hciervo	29,7	Hgamo	75,0	Hciervo	21,6
Total	79,3	Mgamo	55,6	Vciervo	47,8	total	76,4	Vciervo	43,5
		Hgamo	77,8	Sciervo	69,0			Sciervo	58,6
		total	59,3	Cciervo	82,9			Cciervo	80,0
				Total	58,1			Mgamo	52,8
								Hgamo	55,6
								total	51,3
F _a	22,8		19,2		20,0		20,0		20,8
RCI _b	0,63		0,60		0,82		0,61		0,77
RCII _b			0,47		0,32				0,54

Tabla 2. Análisis discriminantes de cinco casos de estudio (A-E) de la morfología de los excrementos de ciervo y gamo en España central (1986-1987). Se muestran los porcentajes de clasificación correcta por clases de individuos (códigos M, H, V, S y C en la Tabla 1). _a: Estadístico F aproximado obtenido para las variables de la función discriminante mediante la transformación lambda de Wilks ($p < 0,01$ en todos los casos). _b: coeficientes de correlación canónica para los ejes 1 (rCI) y 2 (rCII).

2.3.2. Clasificación estacional de los excrementos por sexos y especies

En los tres períodos estacionales considerados, la diferenciación entre las dos especies y entre las 4 clases de individuos fue significativa ($p < 0,01$, Tabla 3). Las funciones discriminantes por períodos estacionales tuvieron un valor explicativo más alto que la función anual; particularmente en otoño-invierno entre las dos especies y en otoño-invierno y primavera entre las cuatro clases de individuos, cuando el primer factor explicó aproximadamente el 80% de la varianza. Sin embargo, en verano la dispersión de las medidas BL en hembras de gamo, quizá influida por un tamaño de muestra excesivamente

pequeño (n vs. $n0,05$ en Tabla 4), permitió la clasificación correcta de solo el 12,5% de los excrementos (hembras vs. machos de gamo $p<0,05$) (Fig. 3).

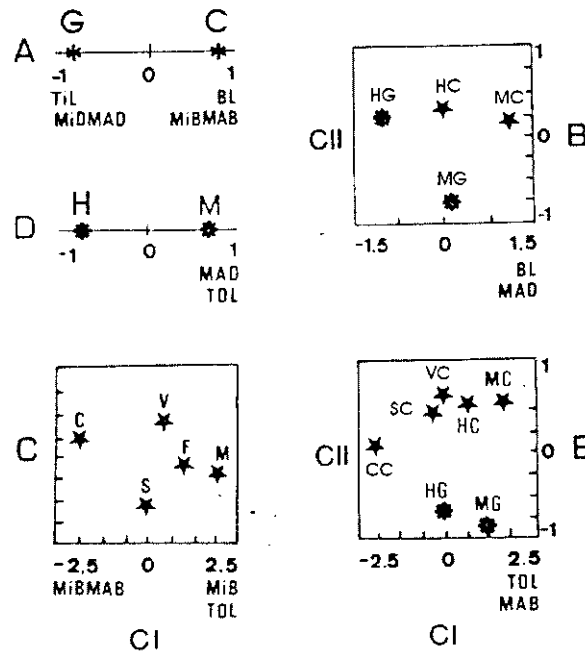


Figura 2. Ordenación canónica de los centroides de las clases de individuos en los cinco casos de estudio, a partir de excrementos de machos (M) y hembras (H) adultos de ciervo (C) y gamo (G) en España central, 1986-1987. Las variables morfológicas se muestran en la Fig. 1.

La estacionalidad tuvo más peso sobre la variabilidad morfológica de los excrementos que sobre las características de cada clase de individuos (Mciervo, Hciervo, Mgamo, Hgamo). La clasificación de los excrementos entre estaciones, combinando las cuatro clases de individuos, fue 100% correcta con solo dos variables: MAB y MAD (Aprox. Estadístico $F=8.336$, $p<0,001$; $rCI=0,97$, $rCI=0,99$). La consideración simultánea de la estación y la clase de individuo mostró que en la función discriminante eran necesarias seis variables para obtener una proporción promedio similar al caso de estudio B (cuatro clases anuales).

Sin embargo, el deterioro de los excrementos con el tiempo probablemente hizo la identificación más difícil y redujo la validez de los resultados.

	Especies				Clases de individuos		
	Oto-Inv.	Primavera	Verano		Oto-Inv.	Primavera	Verano
Ciervo	88,5	80,0	88,0	Mciervo	69,2	60,0	60,0
Gamo	84,0	83,3	91,3	Hciervo	46,2	53,3	73,3
Total	87,0	81,6	89,6	Mgamo	75,0	60,0	60,0
				Hgamo	55,6	100,0	12,5
				Total	61,0	65,3	56,2
F _a	41,1	13,8	19,9		14,0	11,0	9,0
rCI _b	0,79	0,61	0,76		0,79	0,84	0,69
rCII _b					0,49	0,52	0,54

Tabla 3. Análisis discriminantes de la morfología de los excrementos de ciervo y gamo en España central (1986-1987) en tres estaciones. Se muestran los porcentajes de clasificación correcta por especies y clases de individuos (M: machos, H: hembras). _a: Estadístico F aproximado obtenido para las variables de la función discriminante mediante la transformación lambda de Wilks ($p < 0,01$ en todos los casos). _b: coeficientes de correlación canónica para los ejes 1 (rCI) y 2 (rCII).

	TOL					MiB				MiD			
	N	N*	\bar{x}	DS	CV	N*	\bar{x}	DS	CV	N*	\bar{x}	DS	CV
Oto-Inv.													
Mciervo	26	6	14.4	1.8	12.7	4	9.5	1.0	10.3	5	8.7	1.0	11.6
Hciervo	26	5	14.1	1.5	11.0	2	9.0	0.7	7.5	6	7.8	0.9	11.8
Mgamo	16	4	11.9	1.2	10.3	2	8.7	0.6	7.3	7	8.8	1.2	13.1
Hgamo	9	2	11.5	0.8	6.7	2	7.6	0.5	6.5	2	7.5	0.5	7.2
Primave													
Mciervo	10	5	13.2	1.4	10.9	2	10.2	0.8	7.8	6	10.0	1.2	12.3
Hciervo	15	7	12.6	1.6	13.0	4	8.5	0.8	9.7	4	8.7	0.8	9.6
Mgamo	15	9	11.1	1.7	15.2	2	8.8	0.7	7.8	6	10.0	1.2	12.3
Hgamo	9	3	10.7	0.9	8.7	2	7.3	0.6	7.7	5	7.4	0.8	10.7
Verano													
Mciervo	10	8	16.8	2.4	14.3	3	11.1	1.0	9.1	5	9.0	1.0	10.8
Hciervo	15	1	16.0	0.8	5.0	2	9.8	0.6	6.3	6	7.7	0.9	12.1
Mgamo	15	4	13.3	1.3	10.1	2	10.3	0.8	7.7	11	8.9	1.4	16.6
Hgamo	8	7	14.5	2.0	13.7	3	10.1	0.9	9.2	2	8.4	0.5	6.2

	MDI					MAB				BLTOL			
	N	N*	\bar{x}	DS	CV	N*	\bar{x}	DS	CV	N*	\bar{x}	DS	CV
Oto-Inv.													
Mciervo	26	6	8.4	1.0	12.3	3	10.2	0.9	8.5	1	85.7	2.6	3.0
Hciervo	26	5	7.8	0.9	11.2	2	9.5	0.6	6.6	1	85.4	3.5	4.1
Mgamo	16	4	7.5	0.7	9.6	2	9.8	0.7	7.6	1	77.8	3.7	4.7
Hgamo	9	7	6.3	0.8	13.4	5	8.7	1.0	11.6	1	80.9	3.3	4.1
Primave													
Mciervo	10	2	9.1	0.7	7.5	6	12.0	1.5	12.2	9	82.6	12.2	14.8
Hciervo	15	5	7.8	0.9	11.4	4	10.4	0.7	9.7	2	85.3	5.6	6.5
Mgamo	15	3	7.7	0.6	8.3	3	11.3	1.0	9.3	1	82.6	3.4	4.1
Hgamo	9	3	6.7	0.5	7.9	3	8.7	0.8	9.1	1	81.9	3.8	4.6
Verano													
Mciervo	10	4	10.4	1.0	9.7	3	11.5	1.0	8.3	1	90.0	3.0	3.3
Hciervo	15	2	9.1	0.5	5.4	1	10.2	0.6	5.4	1	88.6	2.3	2.6
Mgamo	15	2	9.8	0.6	6.0	5	11.4	1.3	11.1	1	86.2	3.1	3.6
Hgamo	8	2	9.7	0.7	7.0	2	10.9	0.7	6.3	1	87.0	2.1	2.4

	MAD MAB					MiDMAB			
	N	N*	\bar{x}	DS	CV	N*	\bar{x}	DS	CV
Oto-Inv.									
Mciervo	26	1	84.9	4.5	5.3	1	92.9	2.6	2.8
Hciervo	26	1	81.9	6.5	8.0	1	93.3	3.1	3.3
Mgamo	16	3	90.3	7.4	8.2	1	90.0	2.5	2.7
Hgamo	9	2	86.5	5.9	6.9	14	84.1	15.9	18.8
Primavera									
Mciervo	10	3	84.0	7.3	8.7	3	79.5	6.4	8.0
Hciervo	15	3	84.2	7.8	9.2	3	78.0	6.9	8.9
Mgamo	15	4	88.8	9.0	10.2	4	75.3	7.4	9.8
Hgamo	9	1	84.8	4.9	5.8	4	80.2	8.0	10.0
Verano									
Mciervo	10	1	78.1	3.7	4.7	1	92.1	2.1	2.3
Hciervo	15	3	75.2	6.7	8.9	1	92.8	2.3	2.5
Mgamo	15	2	78.3	5.1	6.5	2	87.5	5.6	6.4
Hgamo	8	1	77.6	4.6	5.9	1	88.2	3.8	3.8

Tabla 4. Resumen estadístico de las variables morfológicas de los machos (M) y hembras (H) adultas de ciervo y gamo con carga máxima en las funciones discriminantes estacionales en España central (1986-1987).

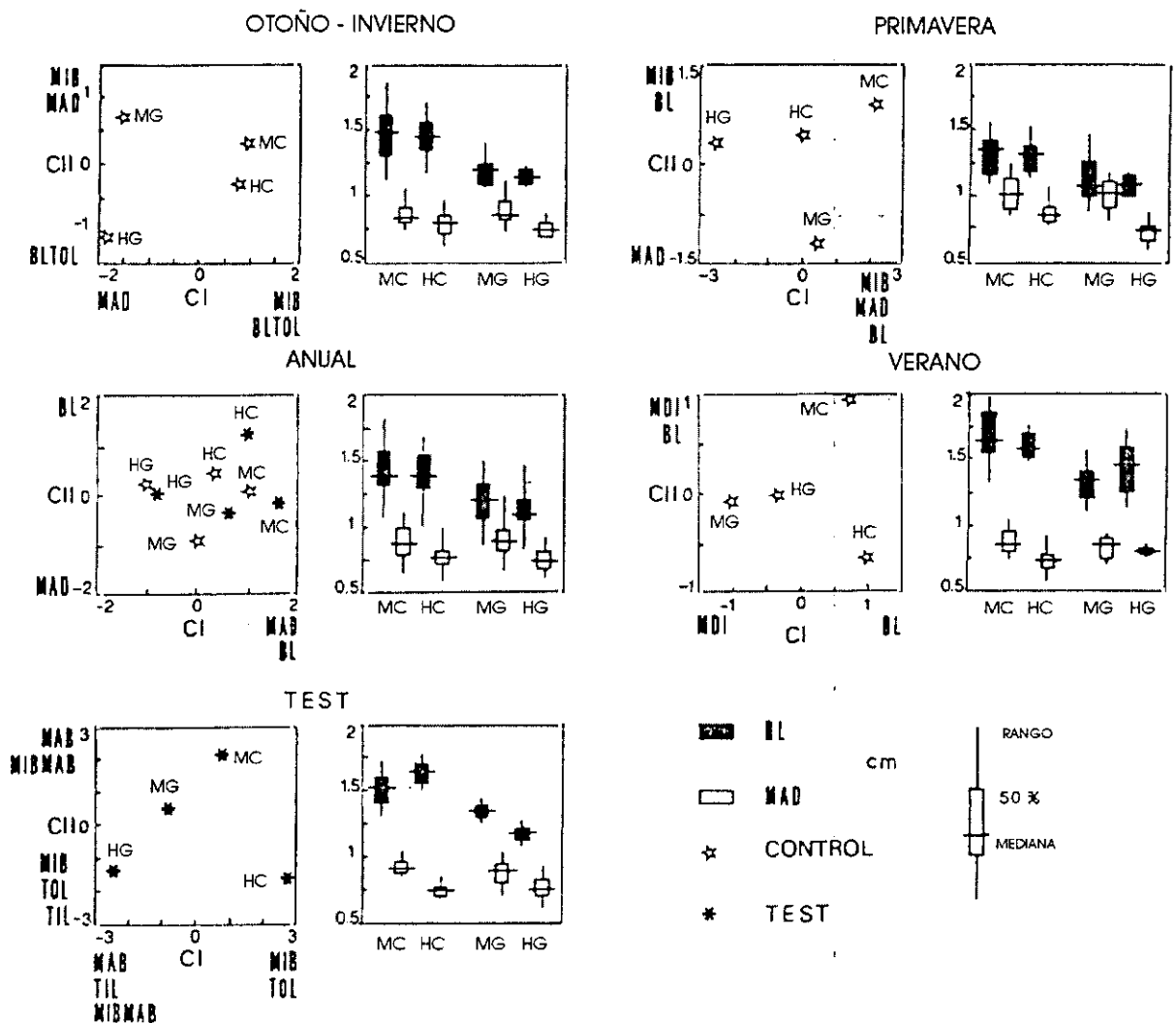


Figura 3. Ordenación canónica de los excrementos estacionales de machos (M) y hembras (H) de ciervo (C) y de gamo (G). Comparación de la dispersión y de la clasificación de los datos entre los valores anuales de los excrementos test y control.

2.3.3. Clasificación de los excrementos "test"

Cuando los excrementos test de machos y hembras adultos de ciervo y gamo (Tabla 1) fueron incluidos en el análisis discriminante del estudio B (las mismas clases de individuos que en el control), el porcentaje medio de clasificación correcta fue mucho más alto con el grupo test (test en Tabla 5). Sin embargo, los machos de gamo fueron mal clasificados en

un 45% (44,4% en control). Los machos de ciervo fueron con mucho los individuos mejor identificados (85,4% en test vs. 52,8% en control).

El análisis discriminante efectuado solo con el grupo test proporcionó un porcentaje de clasificación correcta mucho más alto (86,8%, véase Tabla 5); menor para machos de gamo, que fue de 69,2%. La dispersión de las medidas para las variables BL y MAD fue más baja en el test como resultado de la selección de excrementos “seguros” (Fig. 3). De modo que la primera variable fue suficiente para diferenciar significativamente las dos especies por sexo ($p < 0,01$).

	caso B	Test (con caso B)	solo Test
Mciervo	52,8	85,4	83,3
Hciervo	51,4	66,7	97,4
Mgamo	55,6	55,0	69,2
Hgamo	77,8	74,4	97,4
Total	59,3	70,4	86,8
F_a			57,0
rCI_b			0,89
$rCII_b$			0,84

Tabla 5. Porcentajes de clasificación correcta de excrementos de ciervos y gamos adultos no conocidos (grupo test) mediante la función discriminante de individuos control pertenecientes a las mismas clases (caso B, Tabla 2) y con su propia función. M: machos, H: hembras. a : Estadístico F aproximado obtenido para las variables de la función discriminante mediante la transformación lambda de Wilks ($p < 0,01$ en todos los casos). b : coeficientes de correlación canónica para los ejes 1 (rCI) y 2 ($rCII$).

2.4. Discusión

2.4.1. Componentes de la variación morfológica de los excrementos

En varias especies de ungulados se han encontrado diferencias intraespecíficas e interespecíficas en la morfología de los excrementos (Ogren 1964, MacCracken y Van Ballenberghe 1987 y Bubenik 1982). Las diferencias morfológicas reveladas en este estudio entre ciervo y gamo fueron también significativas entre edad y sexo, pero menores que la variación estacional dentro de cada clase de individuos. Los cambios estacionales en la morfología fueron uniformes en machos y hembras de ambas especies, de manera que la diferenciación entre clases de individuos fue solamente ligeramente mejor considerando la morfología estacional que utilizando las medias anuales.

El solapamiento del rango de las medidas de excrementos obligó a la inclusión de un gran número de variables. Cuando el número de clases de individuos comparados incrementó, el número de variables requeridas para una diferenciación significativa incrementó también, y en cambio el nivel de clasificaciones correctas de los grupos de individuos disminuía, especialmente el de hembras de ciervo. La identificación de ciervo y gamo por edad y sexo es posible, aunque hay un amplio margen de error si los excrementos no son seleccionados dentro de cada clase. De igual manera, en el caso de los conteos de grupos de excrementos Smith (1954), Welles y Welles (1961), y Murie (1954) comprobaron que no era posible la identificación de algunas especies. Las medidas de los excrementos por edad y sexo en el ciervo en el presente estudio tuvieron un estrecho rango de variación, pudiéndose clasificar correctamente el 58%. Por el contrario, MacCracken y Van Ballenberghe (1987) encontraron, en excrementos de alce, un porcentaje de clasificación correcta muy alto (80-100%) por edad y sexo, y sugirieron una posible asociación entre la morfología del excremento y el tamaño del animal. Otros factores tales como la fisiología y morfología del tracto digestivo y la dieta pueden influir también la diferenciación entre especies, sexos y edades. Eberhardt y Van Etten (1956) sugirieron que la forma y el tamaño de los excrementos se correlacionaba con los cambios estacionales en la dieta. En el presente estudio, la mayor irregularidad de la morfología ocurría en primavera, coincidiendo con las

mayores proporciones de proteína y las menores cantidades de material seco y fibra disponible en la comida. De hecho, la dieta estuvo caracterizada por el mayor consumo de plantas herbáceas (Rodríguez Berrocal 1978, Alvarez y Ramos 1992).

Los resultados del presente estudio sugieren que las características ambientales y los rasgos morfológicos de cada especie y cada población en el área de estudio, determinan la morfología de los excrementos. Consecuentemente, la variabilidad morfológica entre poblaciones de diferentes áreas de estudio condiciona el valor predictivo de las funciones discriminantes para ser utilizadas en otras localidades.

2.4.2. Edad de los excrementos

Eberhardt y Van Etten (1956) apoyándose en la correlación entre forma-color y cambios estacionales de la dieta, sugirieron la posibilidad de diferenciar las preferencias de hábitat o dieta en distintos períodos incluso con excrementos no muy frescos. Los resultados que aquí se exponen inicialmente confirmaron esta hipótesis, al menos cuando no existía la necesidad de diferenciar varias clases de individuos; esto básicamente coincide con la definición de las morfologías estacionales.

Sin embargo, la identificación simultánea en el campo de excrementos de machos y hembras de ciervo y gamo procedentes de los tres períodos considerados en mi estudio (12 grupos) requirió un gran número de variables, aunque la separación estacional fuera completa. A este tipo de dificultad práctica había que añadir la alteración ambiental, que tiene una influencia negativa sobre la identificación de los excrementos. Los estudios de Wigley y Johnson (1981) junto con los resultados de Flinders y Crawford (1977) y los de Wallmo *et al.* (1962) concluyeron con respecto a esto, que la lluvia era más importante para la desaparición de los grupos de excrementos que la acción de los insectos.

2.4.3. Valor discriminante de medidas e índices

Los excrementos, generalmente, tienen bases más anchas en primavera y tienden a ser más largos al comienzo del verano. La longitud total (TOL), la longitud del cuerpo (BL), el diámetro mínimo del cuerpo (MIB) y el diámetro máximo de la base (MAD) fueron las medidas que mejor diferenciaron las especies, la edad y el sexo a lo largo de un gradiente morfológico que incrementaba con la edad y en los machos con respecto a las hembras, como encontraron Bubenik (1982) y más tarde MacCracken y Van Ballenbergue (1987). Para estos últimos, el volumen fue el principal factor discriminante. Sin embargo, en este estudio el volumen no fue una variable significativa debido al solapamiento entre los rangos de variación de las medidas originales.

En consecuencia con los resultados de este estudio, el riesgo de identificación errónea de excrementos de especies o clases de edad y sexo de animales no conocidos varía según las poblaciones en estudio. Sin embargo, si el estudio requiriera la identificación de todos los puntos de muestreo se debe tener en cuenta que los porcentajes de clasificación correcta encontrados fueron bajos cuando más de dos clases de individuos estaban implicadas. De acuerdo con estos y otros resultados (Neff 1968), el uso de excrementos para estimas de población de varias especies o de clases de edad y sexo es cuestionable si no se acompaña de un test previo para mejorar la fiabilidad de la identificación de las muestras de excrementos en investigación.

La estrategia del muestreo y el análisis de los datos pueden intentar reducir la dispersión morfológica de cada clase con vistas a conteos o estudios de preferencias de hábitat de una o varias especies y diferentes clases de edad y sexo. Incluso la presencia de doble morfología, como ocurre en los excrementos de ciervo, puede no suponer un factor de riesgo adicional para la identificación correcta si se exige más de 30 excrementos para considerar un grupo en el campo (Neff 1968). Los resultados de Wallmo *et al.* (1962), Flinders y Crawford (1977), y Wigley y Johnson (1981) sobre alteración de los excrementos por el paso del tiempo, junto con los datos del presente estudio relativos al gran número de medidas e índices necesitados para obtener un porcentaje de

discriminación relativamente bajo, sugieren que tanto en conteos, como en estudios de dieta y preferencias de hábitat, deberían utilizarse solamente excrementos frescos. Además convendría utilizar el análisis discriminante como herramienta para identificar los excrementos mal clasificados a partir de las funciones generadas. Así el estudio de la distribución de la morfología de estos excrementos facilitaría una clasificación a posteriori, reduciendo el porcentaje final de clasificación errónea.

Por último, cuando los excrementos pueden ser seleccionados, como ocurre en los estudios de dieta, el rango de dispersión de las medidas se reduce enormemente y, por ello, el porcentaje de clasificación correcta es mucho más alto, tal y como sugieren los resultados del análisis de excrementos test en este estudio.

Bibliografía

- ALVAREZ, G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cervidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecologia*, 2: 233-249.
- ALVAREZ, G. Y RAMOS, J. 1991a. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo. *Doñana, Acta Vert.*, 18: 63-99.
- ALVAREZ, G. Y RAMOS, J. 1991b. Variación estacional de la dieta de machos, hembras y crías de gamo (*Dama dama*) en Quintos de Mora (Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 18: 217-236.
- ANTHONY, R. G. y SMITH, N. S. 1974. Comparison of rumen and fecal analysis to describe deer diets. *J. Wildlife Manage.*, 38: 535-440.
- BAILEY, R. E., y PUTMAN, R. J. 1981. Estimation of fallow deer (*Dama dama*) populations from faecal accumulation. *J. Appl. Ecol.*, 18: 697-702.
- BATCHELER, C. L. 1975. Development of a distance method for deer census from pellet groups. *J. Wildlife Manage.*, 39: 641-652.
- BUBENIK, G. A. 1982. Physiology. Pages 125-179. En: J. W. Thomas and D. E. Toweill, eds. *Elk of North America. Ecology and Management*. Stackpole Books, Harrisburg.

- CAIRNS, A. L., y TELFER, E. S. 1980. Habitat use by 4 sympatric ungulates in boreal mixedwood forest. *J. Wildlife Manage.*, 44: 849-857.
- CHAPMAN, D. y CHAPMAN, N. 1975. *Fallow deer. Their history, distribution and biology*. Terence Dalton Limited. Lavenham Suffolk.
- CHARLES, W. N., McCOWAN, D. y EAST, K. 1977. Selection of upland swards by red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *J. Appl. Ecol.*, 14: 55-64.
- DIXON, W. J. (ed.). 1985. *BMDP Statistical Software*. Univ. of California Press.
- EBERHARDT, L. y Van ETEN, R. C. 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *J. Wildlife Manage.*, 20: 70-74.
- FLINDERS, J. T. y CRAWFORD, J. A. 1977. Composition and degradation of jackrabbit and cottontail fecal pellets, Texas High Plains. *Range Manage.*, 30: 217-220.
- FOWLER, J. y COHEN, L. 1986. *Statistics for ornithologists*. BTO Guide 22.
- GILL, R. B., CARPENTER, L. H., BARTMANN, R. M., BAKER, D. L. y SCHOONVELD, G. 1983. Fecal analysis to estimate mule deer diets. *J. Wildlife Manage.*, 47: 902-915.
- HOLIOŠOVÁ, V., OBRTEL, R. y KO ENÁ, I. 1986. Seasonal variation in the diet of field roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Moravia. *Folia Zool.*, 35: 97-115.
- HOWARD, V. W., Jr. y DeLORENZO, D. G. 1974. Specific differentiation of herbivore pellet groups by pH. *J. Wildlife Manage.*, 38: 948-949.
- MacCRACKEN J. G. y Van BALLEMBERGHE, V. 1987. Age- and sex- related differences in fecal pellet dimensions of moose. *J. Wildlife Manage.*, 51: 360-364.
- MAIZERET, C., BOUTIN, J. M. y SEMPERE, A. 1986. Intérêt de la méthode micrographique d'analyse des fèces pour l'étude de régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage*, 3: 159-183.
- MURIE, O. J. 1954. *A field guide to animal tracks*. Houghton Mifflin Co., Boston.
- NEFF, D. J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *J. Wildlife Manage.*, 32: 597-614.
- OGREN, H. A. 1964. Barbary sheep. *N. M. Dep. Game and Fish Bull.*: 1-13.
- PIELOU, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. John & Wiley. New York.

- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. II. Evolución de los principios nutritivos brutos. *Arch. Zootéc.*, 27: 243-255.
- ROWLAND, M. M., ALLDREDGE, A. W., ELLIS, J. E., WEBER, B. J. y WHITE, G. C. 1983. Comparative winter diets of elk in New Mexico. *J. Wildlife Manage.*, 47: 924-932.
- SIMPSON, G. G., ROE, A. y LEWONTIN, R. C. 1960. *Quantitative zoology*. Harcourt, Brace & World, Inc. New York.
- SMITH, D. R., 1954. The bighorn sheep in Idaho. *Id. Dep. Fish and Game Wildl. Bull.*, 1: 1-154.
- SNEATH, P. H. A. y SOKAL, R. R. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1971. *Ecological methods*. Chapman & Hall, London.
- VAVRA, M., RICE, R. W. y HANSEN, R. M. 1978. A comparison of esophageal fistula and fecal material to determine steer diets. *J. Range Manage.*, 31:11-13.
- WALLMO, O. C., JACKSON, A. W., HAILEY, T. L. y CARLISLE, R. L. 1962. Influence of rain on the count of deer pellet groups. *J. Wildlife Manage.*, 26: 50-55.
- WELLES, R. E. y WELLES, F. B. 1961. The bighorn of Death Valley. *U.S. Natl. Park Serv. Fauna Ser.*, 6: 1-242.
- WIGLEY, T. B. y JOHNSON, M. K. 1981. Disappearance rates for deer pellets in the Southeast. *J. Wildlife Manage.*, 45: 251-253.
- WILLIAMS, B. K. 1981. Discriminant analysis in wildlife research: theory and applications. Pp. 59-71, En: Capen, D. E. (ed.). *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. RM-87.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J.

CAPITULO 3

ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS DEL CIERVO.

[Georgina ALVAREZ y J. RAMOS. 1991. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo. *Doñana, Acta Vert.* 18: 63-99].

Resumen

Se estudia la alimentación del ciervo (*Cervus elaphus* L.), a partir del análisis de los excrementos de machos, hembras y crías, sobre tres biotopos de un territorio mesomediterráneo. La dieta en las tres clases de individuos y biotopos estuvo constituida mayoritariamente por plantas leñosas. La estacionalidad fue el factor de variabilidad más importante en la dieta, superando los efectos de la disponibilidad entre biotopos y de la estructura de la población. La estación influyó decisivamente en el consumo de árboles y arbustos, matas, hierbas y cereal. Entre los primeros (60% del consumo anual), con mayor consumo en otoño e invierno, dominó durante todo el año *Quercus rotundifolia*, seguido de *Phillyrea angustifolia* (otoño-invierno), *Cistus ladanifer* (primavera) y *Fraxinus angustifolius* (verano). El consumo de matas fue siempre bajo, con un máximo en primavera y una gran dominancia general en su composición (*Genista hirsuta*). Las hierbas se consumieron principalmente en primavera y verano, con una participación mayoritaria de *Clinopodium vulgare*, *Lotus uliginosus* y, sobre todo, *Filipendula vulgaris*, que dominó también durante el resto del año. La participación de las gramíneas, principalmente a base de *Poa bulbosa*, destacó en otoño e invierno. El consumo de árboles y arbustos fue superior en los biotopos montanos, mientras que las gramíneas destacaron en las dietas del valle. La umbría ofreció las mejores condiciones en la época reproductora. Las crías consumieron mayor cantidad de pasto, lo que marcó diferencias con las dietas de los adultos. Se sugiere la existencia de déficit alimentario en dos épocas del año (invierno y verano), con efectos sobre las estrategias alimentarias de la población. La similitud de dietas entre clases de individuos disminuyó en invierno por la selección diferencial del alimento. En esta época los machos presumiblemente ingerían mayor cantidad de alimento de peor calidad. Por el contrario, en verano, la baja calidad general del alimento aumentó la similitud de dietas y restringió la amplitud de los nichos tróficos. La estructura de la población, por último, es un factor importante a considerar en la interpretación y comparación de los resultados en los estudios de alimentación del ciervo.

3.1. Introducción

Los estudios de alimentación tienen un interés primordial para el manejo de la vida silvestre, principalmente cuando explican comportamientos adaptativos de las poblaciones en ambientes cambiantes, estacionales y/o gestionados. Este planteamiento ha sido abordado desde la teoría del óptimo alimentario (Emlem 1966, MacArthur y Pianka 1966, Schoener 1971, ver revision en Pyke *et al.* 1977). La desviación de los modelos de comportamiento trófico originales en los cérvidos de las latitudes templadas se debe en gran medida a la existencia de déficit alimentarios en ciertas épocas del año (Kay y Staines 1981, Clutton-Brock *et al.* 1982, Schwartz *et al.* 1988). Efectivamente, cuando los recursos tróficos que encuentran los animales no son suficientes para satisfacer las necesidades energéticas y nutritivas de la población, no todos los individuos de la misma presentan igual probabilidad de conseguir una dieta óptima, produciéndose ajustes temporales de las distintas estrategias alimentarias de la población (Kay 1982). Algunos autores han justificado estas diferencias; en concreto, las encontradas entre machos y hembras de ciervo (Illius y Gordon 1990) en función de adaptaciones morfológicas y anatómicas para el aprovechamiento de los recursos tróficos (Staines *et al.* 1982). Por otra parte, la repartición de los hábitats entre distintas clases de individuos, inducida en gran parte por la búsqueda de refugio ante la presión cinegética, condiciona la distribución temporal y espacial de las manchas de recursos tróficos para la selección del conjunto óptimo de nutrientes (Arditi y Dacorogna 1988). Así pues, aunque los alimentos principalmente seleccionados por una población son aquellos ingeridos en mayores cantidades, siempre que su frecuencia en la dieta supere a la disponibilidad ambiental (Petrides 1975), el grado de preferencias será función del tiempo de uso de los hábitats disponibles para cada clase de individuo (Arditi y Dacorogna 1988). Mangel y Clark (1986) revisaron estos aspectos, y apoyaron una teoría dinámica de la conducta alimentaria, que incorporaría en el balance energético las estrategias antipredatorias, reproductivas, territoriales, etc., definiendo, en última instancia, la eficacia biológica en términos de probabilidad de existencia.

Nosotros observamos en Quintos de Mora una importante proporción de ciervos con cuernas escasamente desarrolladas, y un tamaño de población muy grande. Ello nos

condujo a plantear la hipótesis de que podía existir un déficit alimentario, en función del cual se organizaran distintas estrategias de dieta intrapoblacionales e interespecíficas, que afectarían al uso del hábitat, y que, en último extremo, se manifestaría en la morfología de los animales. Este artículo aborda parcialmente lo anterior. En concreto, persigue conocer, en primer lugar, cuáles son los recursos tróficos principales del ciervo (*Cervus elaphus* L.), por sexos y edades, en distintos biotopos en un territorio estacional localizado en la región mediterránea. Posteriormente, mediante la comparación de dietas entre clases de individuos en distintos ambientes, y a partir de los resultados de otros estudios, se pretende identificar algunas condiciones restrictivas del medio, y en función de ellas las distintas estrategias alimentarias de la población en un ambiente estacional. Con ello, se podrán aportar sugerencias para el manejo de la población y del medio. Por último, dado que una buena parte de los estudios de alimentación de esta especie se basan en general en muestras parciales de poblaciones de estructura no conocida, se cuestiona la posibilidad de que las diferencias observadas entre estos estudios puedan deberse a un sesgo en la muestra analizada.

3.2. Area de estudio

El área de estudio se localiza en Quintos de Mora (39°25'N, 4°04'O), finca estatal gestionada por el ICONA, de 6.862 ha cercadas en su totalidad. Forma parte de las estribaciones nororientales de Los Montes de Toledo, distando 42 km de Los Yébenes (Toledo). Comprende un valle amplio de fondo llano con orientación ONO-ESE situado a unos 800 m, que separa las sierras de Las Guadalerzas y El Pocito, con elevaciones máximas de 1.300 m.

La exposición, la cobertura de roca en forma de canchales en las laderas y de raña en el valle, y el manejo humano, condicionan un mosaico vegetal en el cual distintas estructuras y composiciones de comunidades representadas por Quercíneas, madroñales y maquis esclerófilos, se mezclan con pinares de repoblación (*Pinus pinea* y *Pinus pinaster*, principalmente), pastos y siembras de cebada y avena.

La sierra de Las Guadalerzas, aquí llamada solana, cubre una extensión aproximada de 1.547 ha, de las cuales un 0,4% son pinares y un 1% siembras de cereal; el resto es ocupado mayoritariamente por *Quercus rotundifolia*, *Quercus faginea*, *Arbutus unedo*, *Genista hirsuta*, *Cistus ladanifer*, *Rosmarinus officinalis*, *Phillyrea angustifolia*, *Erica arborea* y *Erica australis* entre otras leñosas. La cobertura arbórea-arbustiva (entre 3 y 5 m) varía entre el 10% y el 40%, mientras que el matorral (entre 0,50 y 1,6 m de altura) presenta generalmente coberturas superiores al 50%. En los fondos de valle (5,4% de la superficie de la sierra) se mezcla *Quercus faginea* con *Quercus pyrenaica* sobre un estrato herbáceo que posee una cobertura media del 24%, representando las únicas superficies con disponibilidad de pastos en la solana.

La extensión de la sierra de El Pocito (umbría) es de 2.779 ha aproximadamente. Aquí los pinares abarcan un 23%, las siembras de cereal un 0,5% y los fondos de valle y superficies de pasto un 17,1%. La cobertura media de pasto es de un 25% en los fondos de valle, y entre el 1 y el 10% en el pinar. El 59% restante corresponde a un monte mediterráneo con mayor cobertura arbórea, arbustiva y de matorral que en la solana. Diferencias en la composición específica de la vegetación de la solana y la umbría se manifiestan en la presencia de especies en esta última como son *Acer monspessulanum* y *Cistus populifolius*.

La raña o valle central ocupa unas 2.536 ha, de las cuales el 67% están ocupadas por pinares, el 5% por siembras de cereal, y el resto por dehesas de *Quercus rotundifolia* y *Quercus faginea* con coberturas entre el 1 y el 20%, salvo unas pequeñas manchas de encinar con matorral, donde aparece el piruétano (*Pyrus bourgeana*) y la peonía (*Peonia broteri*). El pasto brota prácticamente por toda la raña con una cobertura media del 34%. Mayor información sobre la vegetación del área de estudio se puede encontrar en Gómez Manzaneque (1988).

Los censos de cérvidos realizados en el área de estudio en otoño de 1987 arrojaron densidades medias de 34 ind./100 ha de ciervo para todo el territorio, 3 ind./100 ha de

gamo en la raña y unos 40 corzos asociados a los barrancos de las áreas montanas (Alvarez 1988).

3.3. Material y métodos

Desde septiembre de 1986 a agosto de 1987 se recogieron mensualmente excrementos frescos de machos adultos, hembras adultas y crías (hasta 1 año) de ciervo, en 16 sitios del área de estudio, representando los hábitats de la especie en los tres biotopos (5 en la raña, 5 en la solana y 6 en la umbría). Se realizó un análisis discriminante entre los excrementos de machos (M) y hembras adultas (H) y crías de hasta 1 año (C) de ciervo y de gamo, a partir de variables morfológicas. Se identificó correctamente el 83,6% de los casos (80,5% M, 97,4% H y 81,6% C de ciervo), observándose una variabilidad morfológica mucho menor en estos excrementos clasificados como "seguros" por la experiencia, que en los procedentes de colección (datos inéditos). Solo de vista, los excrementos de corzo se consideraron netamente distintos, aunque no se analizó estadísticamente su morfología. Así, la identificación de las tres clases de individuos de ciervo, a pesar de la presencia de dos especies más de cérvidos, se consideró fiable. Cada muestra mensual por sitio y clase de individuo correspondía a un mínimo de 5 individuos. Todas las muestras correspondientes a un mismo biotopo, mes y clase de individuo, fueron agrupadas. Así pues, el análisis se realizó sobre un total de 108 muestras, correspondiendo 36 a cada una de las clases de individuos referidas, representativas de 12 meses y 3 biotopos.

La dieta fue analizada mediante la identificación microscópica de las epidermis de los restos de plantas presentes en los excrementos (Baumgartner *et al.* 1939, Dusi 1949, Chapuis 1980, Maizeret *et al.* 1986). Para ello se utilizó una clave de las estructuras anatómicas de las células epidérmicas obtenida a partir de una colección de microfotografías de referencia (véase Gómez Manzaneque 1988, para una descripción del herbario). La técnica ha sido descrita por Sparks y Malechek (1968), Martínez *et al.* (1985) y Soriguer (1988), entre otros autores. Se determinaron 600 epidermis por muestra, 200 en cada una de tres preparaciones (ver Chapuis 1980). Los resultados se han expresado en

porcentajes relativos de cada especie vegetal en relación a la composición total de cada muestra (Sparks y Malechek 1968), mostrándose en valores medios estacionales y anuales para cada biotopo, clase de individuo y para el conjunto de la población de ciervos.

Para la descripción de la dieta se utilizó el número de especies (S), la amplitud de nicho trófico ($A = eH'$, siendo $H' = -\sum p_i \log p_i$ o índice de Shannon-Weaver) y la equirrepartición, calculada a partir del índice modificado de Hill, que se aproxima a 0 cuanto mayor es la dominancia (Ludwig y Reynolds 1988). Estos parámetros se calcularon considerando solo las especies consumidas con una frecuencia superior al 1%, ya que para este conjunto de especies los valores de rarefacción (James y Rathbun 1981) eran los mismos que los observados, mientras que para el total de las especies se encontraron diferencias como consecuencia de la aleatoriedad del consumo de fracciones mínimas de un importante número de plantas. Además, se calculó la dominancia en 5 grupos vegetales (ver abajo), como $ID = (D1 + D2) * 100 / D_t$, donde D1 y D2 son las frecuencias de las dos especies más abundantes de cada grupo y D_t es la frecuencia total (McNaughton y Wolf 1970).

Todas las especies encontradas se clasificaron en cinco grandes grupos vegetales: árboles y arbustos (ARB), matas (de altura inferior a 1m., MAT), juncáceas y gramíneas (GRAM), el resto de las herbáceas más los helechos (HERB) y el cereal (CER), sembrado para suplemento alimentario. Las frecuencias absolutas de los 5 grupos mencionados en las 4 estaciones del año, en los tres biotopos considerados y en las tres clases de individuos se compararon utilizando tests de χ^2 .

El porcentaje de dieta coincidente en los tres biotopos (solana, raña y umbría) y entre clases de individuos se calculó mediante el índice de similitud de Kulczynski (Oosting 1956).

El grado de influencia de la estacionalidad, del biotopo y del sexo y la edad en la composición de la dieta, representada por los 5 grupos vegetales, se analizó mediante componentes principales (ACP), previa transformación logarítmica de las frecuencias absolutas ($\log fa$). Las distancias euclídeas entre los diferentes casos se compararon con

tests de U de Mann-Whitney; para cada comparación (estación-biotopo, estación-sexo y edad, sexo y edad-biotopo) se obtuvieron sendas series de distancias euclídeas, en las cuales se consideraban todos las combinaciones posibles de pares de valores a partir de uno y otro factor en comparación. Además se efectuó un análisis de varianza (log fa) para determinar cuáles eran los grupos de alimento que variaban en función de los tres factores antes citados, causando las diferencias de dieta.

Por último, dada la importancia de la fracción ARB, se realizó un ACP (transformación angular de las frecuencias, expresadas como % por clase de individuo) para analizar las tendencias estacionales de su participación en las dietas.

3.4. Resultados

3.4.1. Dieta global

Dieta anual

Se identificaron 131 especies vegetales en los excrementos de ciervo recogidos en el área de estudio (véase Apéndice). De éstas, solo 26 se encontraron con una frecuencia superior al 1%, representando el 78,8% de las plantas consumidas. ARB fué el grupo más consumido (60%), con 13 de las 26 especies con frecuencia mayor del 1% (Tabla 1). Las especies de árboles y arbustos más representadas en la dieta fueron *Quercus rotundifolia* (11%), *Phillyrea angustifolia* (6%), *Cistus ladanifer* (5%), *Arbutus unedo* (5%) y *Rosmarinus officinalis* (5%). MAT representó el 14% del total de las leñosas, con una frecuencia inferior a GRAM y a HERB, y la máxima dominancia. Solo se encontraron 3 especies de matas con más del 1%: *Genista hirsuta* (3%), *Halimium ocymoides* (1%) y *Daphne gnidium* (1%). GRAM y HERB supusieron el 27% del total, y tuvieron valores de dominancia relativamente altos (35%) y mínimos (25%), respectivamente. *Poa bulbosa* (2%), *Agrostis pourretii* (2%), *Avena fatua* (1%) y *Holcus mollis* (1%) fueron las gramíneas más importantes, mientras que *Filipendula vulgaris* (2%), *Trifolium pratensis*

(1%), *Clinopodium vulgare* (1%) y *Paronychia argentea* (1%) lo fueron del resto de herbáceas. El consumo de cereal fué del 4%, casi exclusivamente de cebada.

	f %	S	D	Especies dominantes
ARB	59,60	13	30,02	QROT 19,51 %, PANG 10,50 %
MAT	9,56	3	42,90	GHIR 29,80 %, HOCY 13,10 %
GRAM	12,13	4	35,22	PBUL 27,19 %, APOU 18,28 %
HERB	14,63	4	25,47	FVUL 16,88 %, TPRA 8,60 %
CER	4,08	1		

Tabla 1. Frecuencia (f %), dominancia (D) y especies dominantes en los cinco grupos vegetales que componen la dieta del ciervo en Quintos de Mora, 1986-87. S es la riqueza de especies con frecuencia mayor del 1 %. QROT= *Quercus rotundifolia*, PANG= *Phillyrea angustifolia*, GHIR= *Genista hirsuta*, HOCY= *Halimium ocymoides*, PBUL= *Poa bulbosa*, APOU= *Agrostis pourretii*, FVUL= *Filipendula vulgaris*, TPRA= *Trifolium pratensis*.

Variación estacional

Se observaron diferencias estacionales en la dieta ($\chi^2=143,14$; 12 g.l.; $p<0,001$); todos los pares de estaciones del año presentaron diferencias significativas, incluyendo los pares con distancias euclídeas menores, como fueron el otoño e invierno ($5,07$; $\chi^2=29,915$; 4 g.l.; $p<0,001$) y la primavera y el verano ($6,55$; $\chi^2=15,033$; 4 g.l.; $p<0,01$).

En la primavera la dieta fué mas rica en especies y amplia que en el resto del año (Tabla 2), mientras que en el verano se registraron los valores mínimos de número de especies, amplitud de nicho trófico y equirrepartición. La dieta invernal fué menos rica y diversa que la de otoño.

La participación de ARB en la dieta fué superior al 50% durante todo el año (Fig. 1), con una dominancia general de *Quercus rotundifolia*. *Phillyrea angustifolia* fué la segunda especie dominante en otoño e invierno, *Cistus ladanifer* en primavera y *Fraxinus angustifolius* en verano.

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
S	23	21	24	20
A	18,00	16,91	20,08	15,30
E	0,83	0,86	0,83	0,78

Tabla 2. Variación estacional de la riqueza de especies (S), amplitud de nicho trófico (A) y equirrepartición (E) de las especies encontradas con frecuencia mayor de 1 % en la dieta del ciervo en Quintos de Mora, 1986-87.

MAT representó el alimento natural menos consumido, y con mayor dominancia en su composición, prácticamente, en todo el año. Al contrario que el anterior grupo de leñosas, su consumo fue mayor en primavera y mínimo en invierno (prim/inv $\chi^2=7,02$; $p<0,01$); se basó fundamentalmente en *Genista hirsuta*, pero también dominaron *Genista tournefortii* en otoño, *Halimium ocymoides* en invierno, *Daphne gnidium* en primavera y *Stahelina dubia* en verano.

GRAM y HERB se complementaron en el ciclo anual. Los ciervos consumieron gramíneas preferentemente en otoño e invierno, y el resto de las herbáceas en primavera y verano, épocas en las que el consumo general de pasto (GRAM + HERB) fue conjuntamente mayor que en otoño-invierno ($\chi^2 = 21,30$; $p< 0,001$). La dominancia en la composición de las gramíneas fué acusada en primavera y descendió en el verano; *Poa bulbosa* fue la gramínea más consumida, con diferencia, durante todo el año, y codominó con *Agrostis pourretii* en la primavera. En HERB, la dominancia fué mayor en otoño e invierno, fundamentalmente por la ingestión de *Filipendula vulgaris*; especie que dominó también en invierno y primavera, mientras que en el verano lo hicieron *Clinopodium vulgare* y *Lotus uliginosus*.

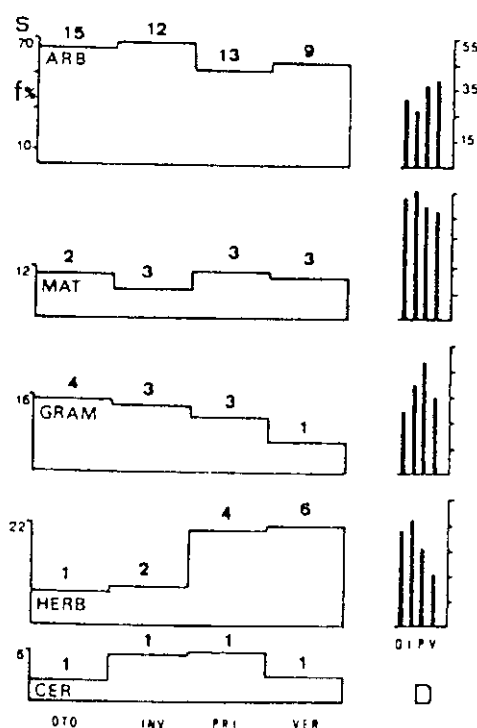


Figura 1. Variación estacional de la frecuencia (f%) y dominancia (D) de los cinco grupos vegetales representados en la dieta del ciervo en Quito de Mora, 1986-87.

El consumo de cereal en invierno y primavera fué el doble al del resto del año, aumentando además en estas dos estaciones la preferencia por la cebada (Alvarez 1990).

3.4.2. Dieta por biotopos

Dieta anual

La riqueza de especies y amplitud de nicho trófico fueron mayores en la umbría (Fig. 2), si bien la composición de la dieta en este biotopo estuvo menos equilibrada por una mayor dominancia en los 5 grupos vegetales.

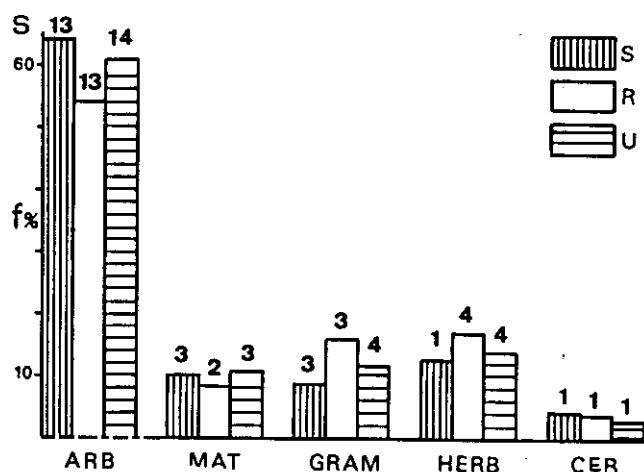


Figura 2. Frecuencia relativa (f %) y riqueza específica (S, para $f > 1$ %) de los cinco grupos vegetales representativos de la dieta anual del ciervo en la solana (S), la raña (R) y la umbría (U) de Quintos de Mora, 1986-87.

Se observó mayor similitud entre las dietas anuales en los biotopos de monte que entre éstos y la raña, entre los que se encontraron diferencias significativas (Tablas 3 y 4). La razón leñosas/pasto fue de 6 a 1 en el monte y de 2 a 1 en la raña. En la umbría se consumió más pasto ($\chi^2 = 2,66$ n.s.) y más rico en especies que en la solana. El consumo de cereal en los tres biotopos fué similar ($\chi^2 = 1,34$ n.s.).

	Solana	Raña	Umbría
S	21	23	26
A	17,12	18,77	20,22
E	0,84	0,83	0,79
Simil.	Sol/rañ	Sol/umb	Rañ/umb
	76,46	82,83	76,00

Tabla 3. Riqueza de especies (S), amplitud de nicho trófico (A) y equirrepartición (E) de las especies con participación mayor del 1 % en las dietas del ciervo en los biotopos de solana, raña y umbría. Abajo: similitud entre las dietas en los tres biotopos.

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Sol/rañ	6,349 n.s.	59,888 ***	27,257 ***	26,917 ***
Sol/umb	8,103 n.s.	23,822 ***	3,524 n.s.	14,565 **
Rañ/umb	15,999 **	23,676 ***	25,659 ***	7,291 n.s.
Anual	Sol/rañ 21,159 ***	Sol/umb 5,059 n.s.	Rañ/umb 9,804 *	

Tabla 4. Resultados del test χ^2 para la dieta del ciervo, según cinco grupos vegetales, entre biotopos (4 g. l.; $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

Variación estacional

La riqueza y la amplitud de nicho trófico siguieron una evolución similar a lo largo del año en los tres biotopos, mientras que con la equirrepartición se observaron mayores contrastes (Fig. 3). Salvo en otoño, los niveles de riqueza y amplitud fueron más altos en la raña, por el peso de los grupos GRAM y HERB (Fig. 4). En este biotopo, los valores mínimos se dieron en el otoño, mientras que en el monte (solana y umbría), la dieta fue menos rica en especies y diversa durante el invierno, sobre todo en la solana, donde el menor consumo de pasto se compensó con una mayor ingestión de árboles y arbustos y de cereal. La ratio anual pasto/leñosas fue menor en la solana; estacionalmente, mayor en la primavera en la solana y la raña y en el verano en la umbría (Fig. 4). Véase Tabla 4 para prueba de significación entre biotopos.

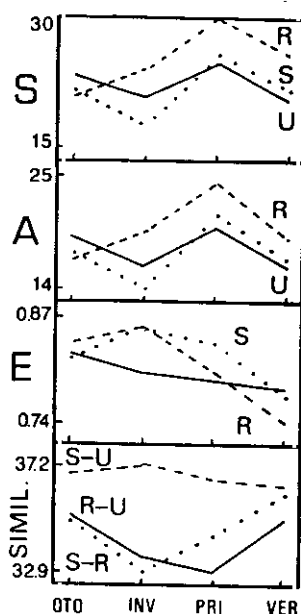


Figura 3. Variación estacional de la riqueza (S), amplitud de nicho trófico (A) y equirrepartición (E) de las especies vegetales con participación mayor del 1 % en la dieta del ciervo en 3 biotopos (véase Fig. 2) de Quintos de Mora. Abajo, similitud (SIMIL) entre dietas por biotopos.

La influencia de la estacionalidad en la dieta fué mayor que la correspondiente a las diferencias de disponibilidad trófica entre biotopos (test U Mann-Whitney entre distancias euclídeas, $z=2,10$; $p<0,05$; Fig. 5; Tabla 5). Entre la variabilidad ambiental de la dieta del ciervo, destacaron tres casos: la dieta de primavera en la raña fue la más distante del resto como consecuencia del importante consumo de pasto (véase también Fig. 4); la dieta de invierno en la raña destacó del conjunto de dietas otoño-invernales como especialmente asociada a las gramíneas; por último, la de otoño en la umbría, la más rica en especies, diversa y equilibrada entre las de esta época, se asoció al conjunto de dietas de primavera-verano.

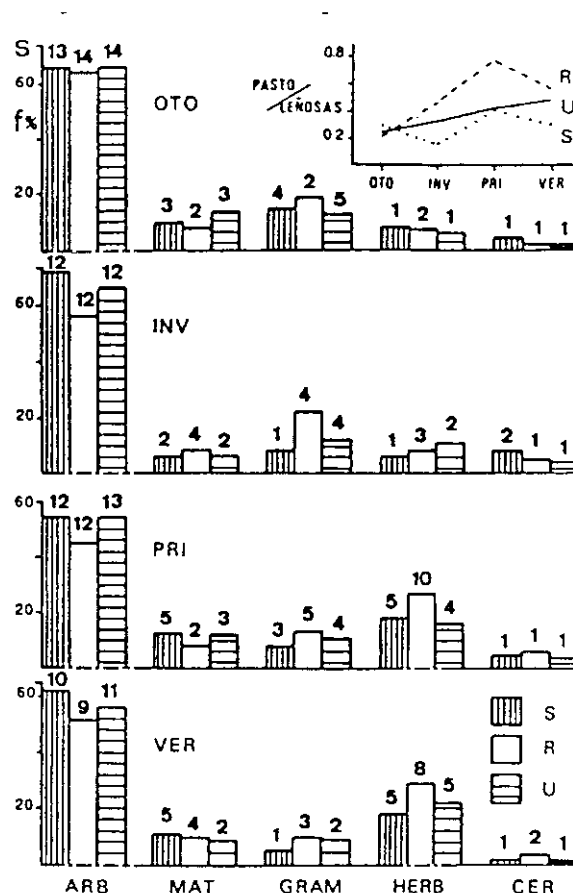


Figura 4. Variación estacional de la frecuencia (f %) y riqueza (S, para f > 1%) de plantas por grupos vegetales, en la dieta del ciervo en tres biotopos de Quintos de Mora. Arriba a la derecha: variación estacional del cociente pasto/leñosas, por biotopos.

3.4.3. Dieta por sexo y edad

Dieta anual

La amplitud de nicho trófico y la equirrepartición fueron mayores en las crías y menores en los machos (Tabla 5). A pesar de los altos valores de similitud (Tabla 5), se encontraron diferencias significativas entre las dietas de adultos y crías, cuando se compararon los 5 grupos vegetales consumidos (Tabla 6). La dieta de las crías era más parecida a la de las hembras (de las que prácticamente no se separaban a lo largo del día), posiblemente debido a la concurrencia en ambas de las especies dominantes. Sin embargo, las diferencias por

grupos vegetales fueron mayores que con la dieta de los machos, por un consumo menor de pasto por parte de las hembras. La dominancia fue mayor en las hembras para los 5 tipos vegetales, excepto ARB, y menor en las crías (Fig. 6). La dieta de las crías se caracterizó por el mayor porcentaje de consumo de pasto, en detrimento de las leñosas.

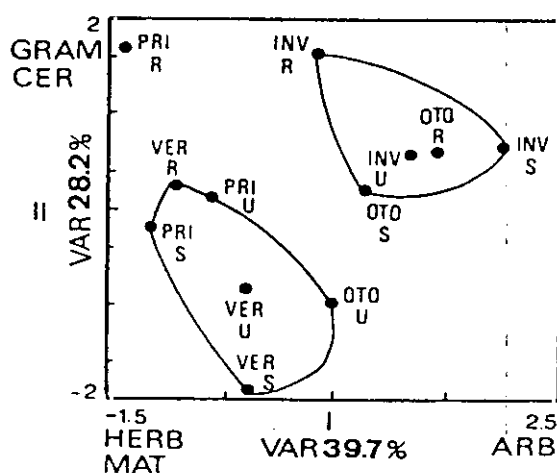


Figura 5. Influencia de la estación y del biotopo en la dieta del ciervo en Quintos de Mora. Los grupos vegetales con $p < 0,05$ se indican en los ejes del análisis en componentes principales, así como la varianza explicada por cada eje.

	Machos	Hembras	Crías
S	24	23	23
A	18,06	18,86	19,57
E	0,74	0,83	0,90
Simil.	M/H	M/C	H/C
	81,15	75,27	80,49

Tabla 5. Riqueza de especies (S), amplitud de nicho trófico (A) y equirrepartición (E) de las especies con participación mayor del 1 % en las dietas de machos adultos (M), hembras adultas (H) y crías (C) de ciervo. Abajo: similitud entre dietas por edades y sexos.

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
M / H	38,891 ***	15,272 **	19,183 ***	6,961 n.s.
M / C	45,474 ***	14,528 **	25,875 ***	17,497 **
H / C	48,105 ***	25,083 ***	17,381 **	6,242 n.s.
Anual	M / H 1,358 n.s.	M / C 9,620 *	H / C 14,697 ***	

Tabla 6. Resultados del test χ^2 para la dieta del ciervo, según cinco grupos vegetales, por sexo y edad (4 g.l.; n.s., $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

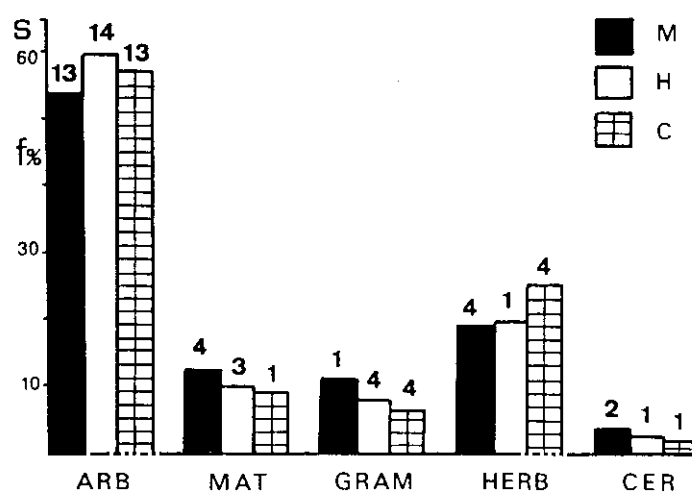


Figura 6. Frecuencia relativa (f %) y riqueza de especies (S, para $f > 1$ %) de los cinco grupos vegetales representativos de la dieta anual de los machos (M), hembras (H) y crías (C) de ciervo en Quintos de Mora, 1986-87.

Variación estacional

En general, la dieta varió entre clases de edad y sexo dentro de cada estación (Tabla 6). En invierno ocurrió un notable descenso en la riqueza de especies y amplitud de nicho trófico de las dietas de hembras y crías con respecto a sus valores medios anuales, que compensaron con una equirrepartición elevada (Fig. 7). En los machos estos valores fueron todavía inferiores en otoño. En verano, las crías tuvieron la alimentación más amplia, en general, del año, mientras que en los adultos descendió con respecto a la primavera. Aunque la dieta de las hembras estuvo mejor equirrepartida que la de los machos durante todo el año, en verano disminuyó en ambos al mismo valor. Las dietas de hembras y crías, así como las de los adultos, fueron muy similares y relativamente constantes a lo largo del año. Sin embargo, entre las dietas de machos y crías hubo un fuerte contraste desde los valores mínimos de otoño, y sobre todo de invierno, y los máximos del verano. La ratio pasto/leñosas, superior en las crías durante todo el año, tuvo un mínimo en invierno (machos en otoño) y un máximo en primavera (Fig. 8). En verano aumentó notablemente el consumo de leñosas por las crías, con respecto a primavera, en detrimento de las gramíneas, lo que originó el aumento de similitud con los adultos (Fig. 8).

La influencia de la estacionalidad en la dieta fue mayor que la debida a la edad o al sexo (test U Mann-Whitney entre distancias euclídeas, $z=2,14$; $p<0,05$; Fig. 9). El conjunto de dietas otoño-invernal tuvo mayor variación interna que el de primavera-verano por un distanciamiento de la dieta de las hembras en las dos primeras épocas, asociadas con un consumo mayor de ARB y mínimo de pasto en invierno (Figs. 8 y 9).

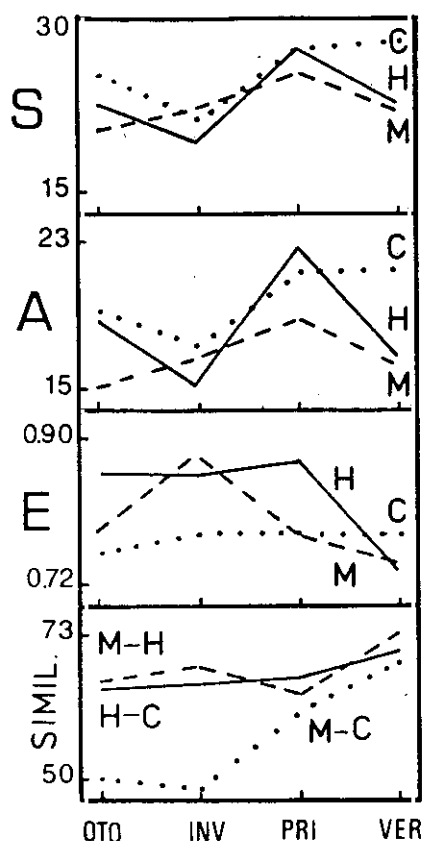


Figura 7. Variación estacional de la riqueza de especies (S), amplitud de nicho trófico (A) y equirreparación (E) de las plantas con participación mayor del 1 % en la dieta de los machos (M), las hembras (H) y las crías (C) de ciervo, en Quintos de Mora. Abajo, similitud (SIMIL) entre dietas por sexo y edad.

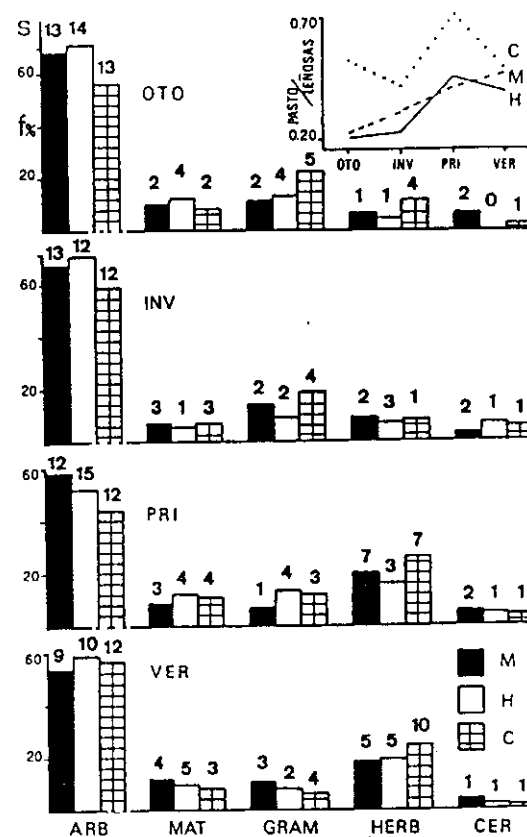


Figura 8. Variación estacional de la frecuencia (f %) y riqueza de especies (S, para $f > 1\%$) de plantas por grupos de vegetales, en la dieta de los machos (M), las hembras (H) y las crías (C) de ciervo en Quintos de Mora. Arriba, derecha: variación estacional del cociente pasto/leñosas, por sexo y edad.

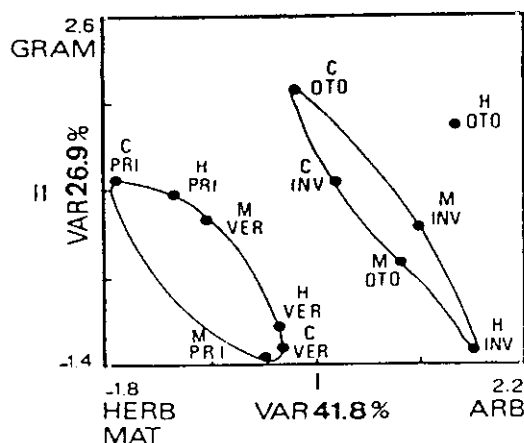


Figura 9. Influencia de la estación y del sexo y la edad en la dieta del ciervo en Quintos de Mora. Los grupos vegetales con $p < 0,05$ se indican en dos ejes del análisis de componentes principales, así como la varianza explicada por cada eje.

3.4.4. Dieta por sexos, edades y biotopos

Dieta anual

El análisis factorial de las dietas de machos, hembras y crías de ciervo en los 3 biotopos (2 factores explican el 91% de la varianza, Fig. 10), sugiere que la dieta más diferenciada fue la de las crías en la raña por la elevada proporción de pasto, seguido de la dieta de las hembras en la solana, con el mayor consumo de leñosas. Así mismo, la dieta de los machos del monte (solana y umbría) se diferenció del resto por su asociación con las leñosas y el cereal, el segundo de los cuales compensó el bajo consumo de pasto.

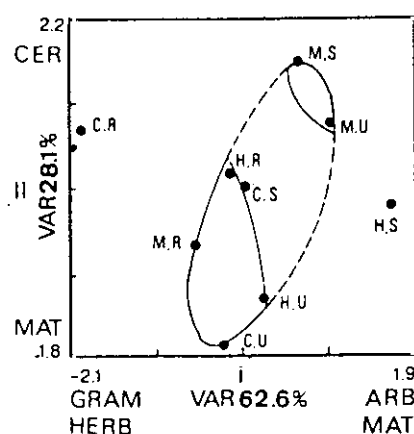


Figura 10. Influencia del biotopo y del sexo y la edad en la dieta del ciervo en Quintos de Mora. Los grupos vegetales con $p < 0,05$ se indican en dos ejes del análisis en componentes principales. Se muestra la varianza explicada por cada eje.

Variación estacional

Para caracterizar las dietas estacionales de machos, hembras y crías en los tres biotopos estudiados, se realizó un análisis de componentes principales con estos 36 casos, utilizando como variables los 5 tipos vegetales. F1 (ARB vs HERB y GRAM) y F2 (MAT vs CER) absorbieron el 62% de la varianza acumulada (Fig. 11). El efecto conjunto de la

estacionalidad, el biotopo y el sexo y la edad diferenció netamente algunos casos de la dieta media anual de la especie. Así, sobre el F1 se refleja que el invierno fue la época en la que las hembras con dominios centrados en la solana (biotopo con menor disponibilidad de pasto) consumieron la mayor cantidad de hojas de árboles y arbustos y una cantidad importante de cereal (8,39% solana, 6,39% raña, 5,83% umbría), polarizando su asociación media anual hacia ARB (Fig. 11 F). Además, los machos ingirieron la mayor cantidad de leñosas en el otoño en la umbría (Fig. 11 A). Contrariamente, los individuos en la primavera y el verano, las crías en general, pero sobre todo las crías en la raña en primavera, aprovecharon al máximo las mayores disponibilidades de pasto (Fig. 11 y 11 K). Por su parte, el F2 diferencia las dietas ligadas a las matas (hembras en otoño, machos en el invierno en la raña y crías en el verano en la solana, Fig. 11), del resto, con mayor participación del cereal.

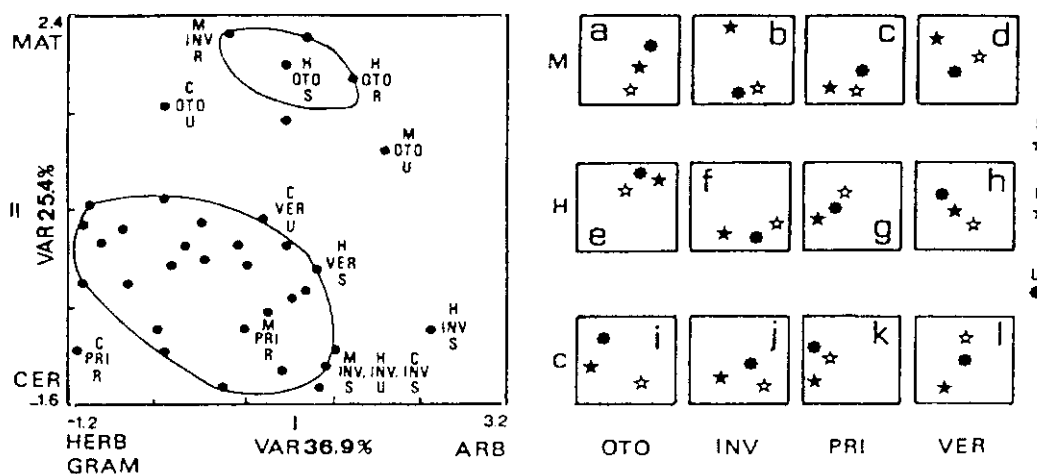


Figura 11. Influencia de la estación, del biotopo y del sexo y la edad en la dieta del ciervo en Quintos de Mora. Izquierda: imagen conjunta de todos los casos; los grupos vegetales con $p < 0,05$ se indican en dos ejes del análisis en componentes principales. Se muestra la varianza explicada por cada eje. Derecha: desdoblamiento de la gráfica anterior representando las estrategias alimentarias del ciervo en la solana, la raña y la umbría, por sexos y edad, y estación del año.

La influencia de la estacionalidad, del biotopo y del sexo y edad de los individuos se diferenció para cada grupo vegetal (Tabla 7). Los tres factores influyeron

significativamente en el consumo de ARB. El resto de los componentes de la dieta fue influido solo por un factor: GRAM fueron consumidas en función del biotopo, mientras que en MAT, HERB y CER influyó solamente la estacionalidad.

	Clase	EST	BIO	CE	CB	EB
ARB	6,76 **	5,83 **	6,37 **	1,72 n.s.	0,77 n.s.	0,57 n.s.
MAT	0,31 n.s.	6,66 **	1,58 n.s.	0,79 n.s.	2,09 n.s.	1,47 n.s.
GRAM	3,38 n.s.	3,20 n.s.	10,59 **	3,52 *	0,47 n.s.	2,01 n.s.
HERB	3,25 n.s.	15,68 ***	0,95 n.s.	0,39 n.s.	0,66 n.s.	0,91 n.s.
CER	1,62 n.s.	6,19 **	0,46 n.s.	4,32 **	1,25 n.s.	1,44 n.s.

Tabla 7. Resultados del Anova de tres factores de agrupamientos (sexo y edad, Clase; estacionalidad, EST; y biotopo, BIO) para las frecuencias de los cinco grupos vegetales de la dieta del ciervo. CE, CB y EB son las interacciones entre los pares de factores. Valores de p como en Tabla 4.

Del análisis de la participación de las especies de ARB en la dieta de machos, hembras y crías, por biotopos y estaciones del año (Fig. 12), destacó la importancia de *Quercus rotundifolia* para todos los individuos en cualquier condición, pero principalmente en la época estival (ver F1 en Fig. 12). *Cytisus striatus* fue importante en la dieta de los adultos con dominios preferentes en el monte, sobre todo en primavera. En verano destacó la presencia de *Fraxinus angustifolia*. *Quercus pyrenaica*, a pesar de su escasa disponibilidad, junto con *Cytisus striatus*, destacaron en la dieta de las hembras en la solana, en primavera e invierno. Esta última especie fue preferida principalmente en otoño e invierno por las crías. Además, en la dieta de éstas, en la raña, destacó el consumo de *Quercus rotundifolia*, *Malus sylvestris* y *Quercus faginea*, en primavera, y de *Phillyrea angustifolia*, *Crataegus monogyna*, *Rubus ulmifolius* y *Fraxinus angustifolia* en otoño.

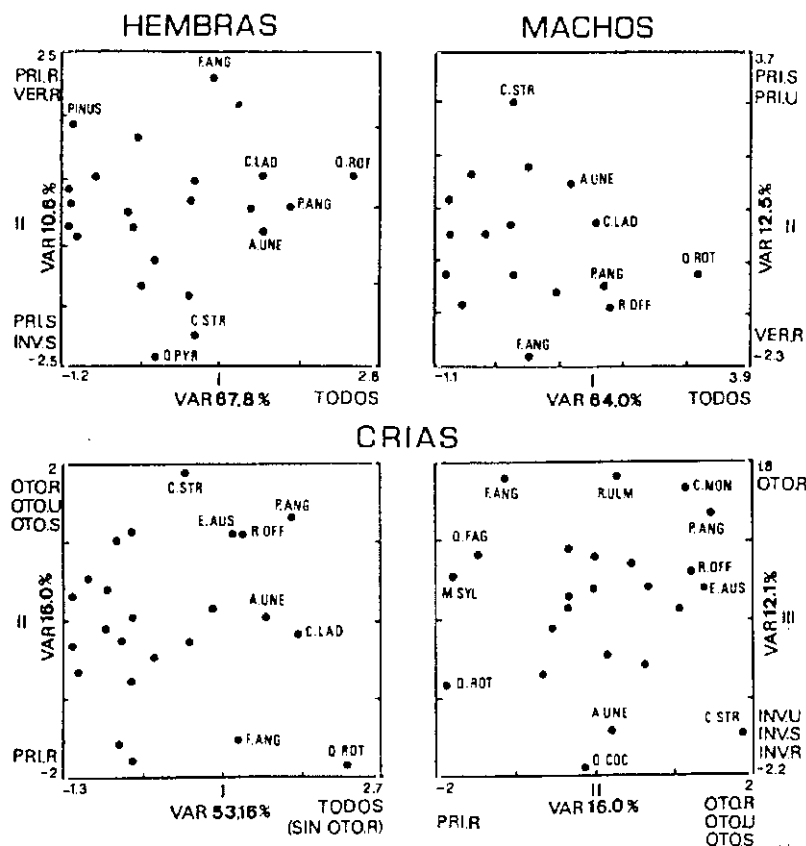


Figura 12. Resultados del análisis de componentes principales de la composición específica de la fracción de árboles y arbustos en la dieta de machos, hembras y cría de ciervo, en función de la estación y del biotopo, en Quintos de Mora, 1986-87. Se indican las variables con $p < 0,05$, la varianza explicada por cada eje, y la situación en el plano de las especies consumidas. Sólo se indican los nombres de las especies más representativas. Q. ROT = *Quercus rotundifolia*, Q. PYR = *Quercus pyrenaica*, Q. FAG = *Quercus faginea*, Q. COC = *Quercus coccifera*, C. LAD = *Cistus ladanifer*, P. ANG = *Phillyrea angustifolia*, A. UNE = *Arbutus unedo*, R. OFF = *Rosmarinus officinalis*, C. STR = *Cytisus striatus*, F. ANG = *Fraxinus angustifolia*, PINUS = *Pinus spp.*, E. AUS = *Erica australis*, M. SYL = *Malus sylvestris*, R. ULM = *Rubus ulmifolius*, C. MON = *Crataegus monogyma*.

3.5. Discusión

3.5.1. Aspectos metodológicos

La fiabilidad de los resultados obtenidos mediante el análisis de excrementos ha sido muy discutida en relación con la diferente digestibilidad de las epidermis de las distintas plantas

(ver revisiones en Dearden *et al.* 1975 y Maizeret *et al.* 1986, entre otros). La comparación de resultados procedentes de análisis de rúmenes no ofreció diferencias patentes según Anthony y Smith (1974) e, incluso, fue satisfactoria respecto al nivel de importancia de las distintas plantas en muestras de fístula esofágica (Vavra *et al.* 1978) y observación directa (Rominger *et al.* 1988). Las herbáceas son generalmente infravaloradas en el análisis de los restos fecales (Anthony y Smith 1974, Bird y Upham 1980, Martínez 1988), siéndolo en mayor medida las hierbas que las gramíneas (Havstad y Donart 1978, Vavra *et al.* 1978). Maizeret *et al.* (1986), han considerado que el método de análisis de excrementos es útil para comparar las dietas de herbívoros, como consecuencia de una degradación semejante entre ellos. Sin embargo, si se admite una variabilidad en el número de restos identificados, en función de su estado de lignificación (en Vavra *et al.* 1978), y diferencias fenológicas ligadas a distintas condiciones ambientales, un uso del hábitat distinto por las tres clases de individuos podría disminuir la fiabilidad de la comparación. A esto hay que añadir, que los frutos y flores de leñosas no son identificados, de manera que los errores derivados del análisis global de la dieta son, en cualquier caso, variables. A pesar de todo ello, muchos autores han apoyado la validez de esta técnica, y más concretamente cuando trata la comparación entre clases de individuos (Vavra *et al.* 1978, Miller *et al.* 1989).

3.5.2. Estacionalidad

La estación fue el factor más influyente en el régimen alimentario de los ciervos en Quintos de Mora durante el año de estudio; así, influyó decisivamente en el consumo de árboles y arbustos, matorrales, hierbas y cereal, coincidiendo con Kay y Staines (1981) en que en el invierno se realiza un mayor consumo de ramón leñoso. Muchos autores han aludido a este hecho en las latitudes templadas (Dzieciolowski 1970c, Wallmo *et al.* 1977, Nudds 1980, Kay y Staines 1981, Kay 1982, Crawley 1983, White 1983, Feldhamer *et al.* 1989), confirmando condiciones generales de déficit alimentario en el invierno, con repercusión sobre el estado fisiológico de los animales (Seal *et al.* 1972, 1978, Boyd 1978, Warren *et al.* 1981, Clutton-Brock *et al.* 1982, Schwartz *et al.* 1988). En cambio, en el verano, los animales encuentran generalmente aportes nutritivos y energéticos suficientes para la síntesis y almacenamiento de depósitos de grasa (Wallmo *et al.* 1977). En las regiones más

meridionales, a pesar de que en el invierno la disponibilidad trófica puede estar menos limitada que en la regiones septentrionales, e incluso la demanda energética de los animales puede ser menor, se han encontrado evidencias del efecto acumulado de inviernos sucesivos sobre la condición de algunas poblaciones, agravadas por efectos motivados por la sequía estival (Feldhamer *et al.* 1989). Así, Urness *et al.* (1975) y White (1983) resaltaron la importancia de la alimentación en el verano para favorecer la probabilidad de concepción en el otoño.

3.5.3. Comparación entre dietas de distintos territorios

El ciervo en Quintos de Mora fue un herbívoro preferentemente ramoneador en relación con la disponibilidad de los recursos tróficos. Así, el 60% de la dieta identificada con el análisis de excrementos correspondió al grupo de árboles y arbustos. La imposibilidad de detección de los restos de bellota, seguramente sesgaron a la baja el volumen de árboles y arbustos en el otoño (Rodríguez Berrocal 1978a, Hubert *et al.* 1980, Venero 1984, Feldhamer *et al.* 1989, Palacios *et al.* 1989). El pasto contribuyó con un 27% de esta dieta, alternándose a lo largo del año GRAM (otoño-invierno) y HERB (primavera-verano). Este patrón concuerda con los resultados de Nudds (1980), Kay y Staines (1981), Hobbs *et al.* (1983) y Jenkins (1982), que identificaron la dieta del ciervo con la forma generalista, intermedia, de Hoffman (1973), consistente con su anatomía digestiva.

La disponibilidad trófica del hábitat influyó decisivamente en el consumo de árboles y arbustos y de gramíneas, dominando el consumo de las segundas, en la raña y, en segundo lugar, en la umbría. De hecho, el monte y la raña presentaron un cociente de disponibilidad pasto/leñosas inverso, e incluso las condiciones microclimáticas en el monte, umbría y solana, introdujeron matices en la disponibilidad, que se reflejaron en la selección de la alimentación. Se observaron flujos diarios de animales entre las áreas de monte y de raña, como se han encontrado en otras poblaciones (ver Braza 1984), que tuvieron que repercutir en una mezcla de sus recursos tróficos. Sin embargo, el tiempo de forrajeo en los distintos hábitats de las áreas de campeo establecidas, debió de ser decisivo, siguiendo la teoría de la alimentación óptima (Pyke *et al.* 1977), para justificar las diferencias significativas

observadas entre las dietas del monte y las de la raña. Si a nivel anual, el cociente de consumo pasto/leñosas en el monte era 1:6, en la raña era 1:2, siendo en la primavera, en este biotopo, cuando se registraron los mayores consumos de pasto por los ciervos. Incluso en el monte, este cociente fue mayor en la umbría que en la solana.

Kay y Staines (1981) indicaron que los ciervos eran igualmente capaces de comer leñosas, hierbas y gramíneas, de aquí que las diferencias de dieta observadas en distintas regiones biogeográficas dependan de la disponibilidad cuantitativa y cualitativa de los recursos tróficos (en relación con dieta-disponibilidad, ver también Nudds 1980, y Van Vreede *et al.* 1989).

Palacios *et al.* (1989), también en Montes de Toledo, encontraron resultados muy similares a los nuestros. Rodríguez Berrocal (1978a), en una muestra pequeña de rúmenes de machos y hembras de ciervo en Sierra Morena, encontró una participación de las hierbas muy superior a la de los árboles y arbustos, durante todo el año, con la excepción del verano. Algunas de las especies leñosas más importantes en este estudio coincidieron con las más consumidas en Montes de Toledo: *Quercus rotundifolia*, *Arbutus unedo*, *Pillyrea angustifolia*, destacando la participación de los frutos de *Quercus rotundifolia* (*Q. ilex*), *Quercus suber*, *Arbutus unedo* y *Cistus* spp.. Palacios *et al.* (1984) encontraron en Doñana proporciones similares del estrato herbáceo y de las plantas leñosas. Sin embargo, Venero (1984), también en Doñana, registró una mayor participación de plantas leñosas que de herbáceas, durante todo el año, con proporciones estacionalmente muy similares a las obtenidas por nosotros.

Por otra parte, Dzieciolowski (1970b) encontró en Polonia diferencias significativas entre hábitats, que clasificó por su nivel de riqueza nutritiva. A pesar de estas diferencias, todos los estudios realizados en Polonia arrojaron un consumo mayoritario de leñosas por el ciervo (Gebczynska 1980). En las Highlands de Escocia, sin embargo, los resultados fueron dispares según el área estudiada (Clutton-Brock *et al.* 1989), y, así mismo, en todo el área de distribución de la especie (ver revisión en Clutton-Brock *et al.* 1989).

3.5.4. Influencia de la estructura de población

La disparidad de resultados comentada anteriormente podría ser, por tanto, consecuencia de la confluencia de un conjunto de factores tales como metodológicos, de disponibilidad trófica del área y del período de estudio, así como de la estructura de la población muestreada. A este respecto, Dzieciolowski (1970c) no encontró diferencias patentes entre las dietas de machos, hembras y crías, en Polonia. Sin embargo, varios autores (Gebczynska 1980, Ozoga y Verme 1982, Staines *et al.* 1982), y nosotros mismos, encontramos diferencias significativas entre sexos y edades de la población estudiada. En concreto, entre machos y hembras se observaron diferentes estrategias alimentarias, posiblemente seleccionando las hembras el alimento de calidad, mientras que los machos ingerían mayor cantidad de comida de peor calidad (Westoby 1974, Kay y Staines 1981, Staines *et al.* 1982). Illius y Gordon (1987) sugirieron que esta segregación sexual era un efecto de competencia por recursos limitados. Para ellos, las relaciones alométricas entre el tamaño del bocado (amplitud de la arcada incisiva) y los requerimientos metabólicos correspondientes al tamaño del cuerpo, favorecían que los animales más pequeños pudieran satisfacer sus requerimientos nutritivos en los pastos cespitosos más cortos, mientras que los animales de mayor tamaño encontraban en éstos limitada su tasa de ingesta de nutrientes. Clutton-Brock *et al.* (1987) explicaban así sus resultados. Precisamente, en el invierno de Quintos de Mora, cuando la altura del rebrote del pasto es crítica, la segregación alimentaria y de hábitats entre sexos y edades se acentuaba. Incluso, Alvarez *et al.* (1991) encontraron que entre los machos adultos de ciervo la amplitud de nichos trófico y de hábitat disminuía paralelamente al aumento del tamaño del animal en condiciones de déficit alimentario (en el invierno).

En Quintos de Mora las crías consumían más pasto y menos leñosas que los adultos, si bien la participación de las leñosas a los tres meses de edad era ya superior a la del estrato herbáceo, y para esas fechas la participación del alimento seco debía de ser muy importante (Robbins *et al.* 1981 y Robbins *et al.* 1982). Por otra parte, la dieta de las hembras estuvo mejor equirrepartida que la de los machos, durante todo el año. La estacionalidad marcó las diferencias en el régimen alimentario de las tres clases de individuos.

3.5.5. Estrategias alimentarias

Otoño

En el otoño, época reproductora, la ingestión de comida por los machos debía ser reducida, de acuerdo a los resultados de Clutton-Brock *et al.* (1982) y Kay (1982), coincidiendo con una elevada demanda energética como consecuencia del celo. Mitchell *et al.* (1976) comprobaron que dichas condiciones mermaban las reservas de grasa requeridas para la supervivencia invernal. Quizás como contrapunto, los ciervos debían concentrar su tiempo forrajero sobre el alimento especialmente energético y nutritivo. Así, se consumieron principalmente plantas con frutos: *Phillyrea angustifolia*, *Crataegus monogyna*, *Rubus ulmifolius*, además de los *Quercus* spp., y con flores, como *Rosmarinus officinalis*. La riqueza y amplitud de nicho trófico fue mínima en los machos, que posiblemente concentraron su dieta en estos y otros alimentos de características similares. Así lo indican dos observaciones: un pico en el consumo de cereal de avena, más abundante que la cebada en las áreas de mayor uso durante el celo, y el mayor consumo de leñosas registrado entre todas las dietas, especialmente, un consumo mucho mayor de *Quercus rotundifolia* que las hembras, en la umbría. Precisamente en el otoño de la umbría se encontró la dieta más rica en especies y equilibrada, llegando a asociarse con el conjunto de dietas de primavera-verano.

Invierno

El invierno en Quintos de Mora estuvo marcado por condiciones de déficit alimentario; el pasto fue un recurso escaso. Su producción fue muy inferior a la de primavera (de acuerdo con Medina Blanco 1956, en Sierra Morena), y el crecimiento del rebrote fue limitado por la presión de los herbívoros, que lo seleccionaban positivamente frente al cereal; en los campos de cereal, el pasto, mucho menos abundante, era consumido más rápidamente que el cereal, llegando prácticamente a desaparecer (Alvarez 1990). Este aprovechamiento máximo de los recursos preferidos se ha observado también en otros cérvidos (Gillingham y Bunnell 1989).

La riqueza y amplitud de la dieta invernal experimentó en los machos de ciervo un ligero incremento con respecto al otoño, mientras que las de las hembras y las crías, más ricas en el otoño, sufrieron un notable descenso con respecto a las medias anuales. Estos resultados están de acuerdo con los de Dzieciolowski (1970c), quien encontró que la dieta invernal de los ciervos era menos diversa que la de otoño. En el invierno, la tasa de consumo pasto/leñosas en las crías fue mínima, estrechando distancias con la dieta de los machos. Los resultados indican que en invierno las crías obtuvieron mejor aprovechamiento del pasto que los adultos, aunque todos seleccionaron las leñosas con mayor intensidad que en otras épocas. Las hembras, incluso, consumieron más leñosas que los machos, y además obtuvieron una ventaja en el uso del cereal, como suplemento energético, sobre todo en la solana. Por otra parte, si bien *Quercus pyrenaica*, *Quercus faginea*, *Arbutus unedo* y *Cytisus striatus*, fueron muy consumidas en el invierno, los machos consumieron principalmente las hojas secas de las dos primeras especies, mientras que las hembras y las crías consumieron preferentemente *A. unedo* y *C. striatus*, posiblemente mucho más nutritivas y energéticas, lo que parece corroborar la hipótesis de Kay y Staines (1981) sobre la mejor calidad de la dieta en las hembras frente a la de los machos. La dieta de los machos adultos en esta época se especializaba cuanto más grande era el animal, incrementando el consumo de *Arbutus unedo* y *Quercus rotundifolia* (junto con *Phillyrea angustifolia*, son especies muy alimenticias en el invierno, según Rodríguez Berrocal 1979). Los machos adultos más pequeños consumían mayor cantidad de plantas herbáceas (principalmente gramíneas), ericáceas y cistáceas (Alvarez *et al.* 1991). Según Gómez Castro *et al.* (1978), las hojas de *Cistus* son, en general, un alimento de poco valor nutritivo. A su vez, las gramíneas pueden aportar nitrógeno suficiente para favorecer la digestibilidad de los brezos (Kay y Staines 1981), compensando en parte la baja calidad de esta dieta. Paralelamente al gradiente alimentario, del tamaño del individuo dependía la selección del hábitat, de forma que los machos más pequeños ocupaban áreas de mayor cobertura herbácea y arbórea y menor cobertura arbustiva, y concretamente de *A. unedo* (Alvarez inédito). Estos machos, presumiblemente subordinados en la escala de dominancia, podrían encontrar relaciones de competencia alimentaria, no solo con los machos dominantes, sino también con las hembras, casi siempre acompañadas de sus crías. Precisamente en el invierno, las hembras consumieron más *A. unedo* que los machos en

general (6,62% vs 3,96%), al contrario que en la primavera (4,97% hembras vs 7,01% machos), cuando la disponibilidad general de los recursos y su calidad debía ser mejor. Puesto que el muestreo de excrementos se realizó en todos los hábitats representativos del territorio, la composición de la dieta de los machos obtenida en este trabajo sugiere que los machos subordinados son mayoritarios entre los machos, lo que unido a una densidad de población exagerada (34 ind./100 ha, véase Alvarez 1988), puede sesgar la caracterización alimentaria de la población hacia una dieta más amplia de lo que sería en el supuesto de una estructura de población y densidad adecuadas al medio. La dieta de invierno en la raña destacó como especialmente asociada a GRAM. Aquí, los machos subordinados consumirían desventajosamente los pastos verdes cortos frente a las crías. En la dieta invernal de los machos más pequeños (Alvarez *et al.* 1991) se observó una asociación entre el consumo de herbáceas, de hojas secas de *Quercus faginea* y de acículas de *Pinus* spp.. En la dieta de las crías también se observó un consumo de acículas de *Pinus* spp. en invierno y primavera, que podría estar relacionado, como en el caso de los machos citados, con la toma accidental durante el pastoreo. El consumo de acículas de *Pinus* spp. ha tenido una interpretación controvertida en la bibliografía, a favor y en contra de su posible papel como indicador de malnutrición, posiblemente dependiendo de la especie de pino de que se trate (Dzieciolowski 1970a, Kay y Staines 1981). También el consumo de hojas secas fue asociado con épocas de escasez e indicios de malnutrición, mientras que, por otra parte, se consideraba como un volumen de forraje preciso para mantener los hábitos alimentarios de los animales (Hubert *et al.* 1980). En este caso, el hecho de que fueran comidas fundamentalmente por los machos, y, entre ellos, por los de pequeño tamaño, parece consistente con un incremento de la cantidad de forraje como complemento de una dieta de baja calidad. Sutti y Hamilton (1983) observaron que una pobre nutrición invernal restringía la tasa de crecimiento del esqueleto y los animales resultaban más pequeños, encontrando una fuerte correlación entre la dominancia conseguida como resultado del mayor tamaño del cuerpo, y el éxito reproductivo. Ello conllevaba la necesidad en los machos de crecer tanto y tan rápido como pudieran, ya que el éxito reproductivo estaba limitado por el acceso al apareamiento (Iason *et al.* 1986). Sin embargo, en las hembras el éxito reproductivo es limitado por el acceso a los recursos tróficos, y el consumo de una dieta de alta calidad por las hembras en invierno, con efectos directos sobre la super-

vivencia fetal y el desarrollo posterior de las crías, ha sido constatado en numerosos resultados (Yalden 1978, Iason *et al.* 1986).

Primavera

En primavera aumentó la riqueza y la amplitud de dieta de todos los individuos, paralelamente al incremento cualitativo y cuantitativo de la disponibilidad de los recursos alimentarios (Rodríguez Berrocal 1978b, Vangilder *et al.* 1982). En esta época se produjo el máximo más importante de producción de pasto (Alvarez 1990), coincidiendo con los resultados de Medina Blanco (1956) en la provincia de Córdoba, el cual observó una composición florística muy diferente, de mejor calidad, que la del otoño (invierno en nuestro caso). Consecuentemente, la tasa de consumo pasto/leñosas fue máxima, sobre todo para las crías en la raña. El consumo de cereal, cuya disponibilidad se aumentó con el rebrote verde, se mantuvo en hembras y crías, incrementándose en los machos, caracterizados por el cociente pasto/leñosas más baja. La similitud entre las dietas por sexo y edad fue en aumento hasta el verano, cuando fue máxima. La importancia de la primavera temprana en las condiciones nutritivas de las hembras preñadas, gracias al aporte de plantas de nuevo crecimiento altamente digeribles, fue apuntada por Moen (1978). Precisamente, el contenido más alto en proteína en todas las plantas, en general, se ha registrado en la primavera, declinando paralelamente a la maduración de las plantas, inversamente al nivel de fibra y lignina (Hartley 1972, Urness *et al.* 1975, Rodríguez Berrocal 1978b, White 1983).

Verano

En verano, los machos tuvieron su tasa de consumo pasto/leñosas más alta, mientras que en hembras y crías descendió con respecto a la primavera. Ese aumento en el consumo de pasto estuvo originado por un incremento relativo del consumo de GRAM. También los machos en Escocia utilizaban hábitats más ricos en gramíneas que las hembras (Kay y Staines 1981). En esta época, GRAM ha perdido su valor nutritivo (Medina Blanco 1956) y desciende el de las leñosas, de manera que la coincidencia con un consumo más alto de

cereal y menor de leñosas que las hembras y crías, sugeriría que también en el verano los machos aprovechan desventajosamente los recursos tróficos. Lautier *et al.* (1988) observaron, en el sur de Texas, un efecto negativo del calor sobre la producción de leche por las hembras, y en la supervivencia de las crías de *Odocoileus virginianus*. Así, los aportes de agua y la calidad del forraje, son importantes, en verano, para asegurar la buena condición del cuerpo y el éxito reproductivo (Urness *et al.* 1975). Estos factores fueron considerados por Caballero (1985) como generadores de condiciones críticas alimentarias en el Mediterráneo.

En conclusión, en invierno, cuando la disponibilidad de recursos fue baja, los machos de ciervo tendían a ser más generalistas a medida que descendía su estatus en la jerarquía social de la población (Alvarez *et al.* 1991), coincidiendo con las predicciones de los modelos de alimentación óptima (Emlem 1966, Westoby 1974, Pyke *et al.* 1977). También, machos, hembras y crías desarrollaron diferentes estrategias alimentarias, probablemente para optimizar el nivel de energía en la dieta en relación con el uso del hábitat (Nudds 1980, Mangel y Clark 1986). En esta época, la mayor parte de la biomasa digestible se concentraba en el monte, destacando *Arbutus unedo*, *Quercus rotundifolia* y *Phillyrea angustifolia*, a excepción del pasto verde corto que cubría mayor superficie en la raña. El acceso restringido a las parcelas óptimas, que afectó a los machos subordinados, y a los adultos en general, en relación con el pasto, se compensó con la introducción gradual de alimentos de menor digestibilidad (Ericáceas, Cistáceas en machos subordinados, y cereal en todos), como ocurre en otros ungulados cuando se reduce la disponibilidad de los alimentos preferidos (Skogland 1984). Sin embargo, en el verano, la coincidencia de una mínima amplitud de nicho trófico y máxima similitud entre las dietas por edades y sexos, sugiere que el descenso general de la digestibilidad de los recursos no ofrecía posibilidades a distintas estrategias alimentarias, acentuando la competencia entre adultos por los mismos recursos. Siguiendo a Illius y Gordon (1987), el hecho de que los animales grandes toleren alimentos de baja calidad no es razón suficiente para buscar tal comida, a menos que el aporte de alimento mejor sea limitado.

Así pues, en dos condiciones distintas de déficit alimentario, en cuanto a cantidad (invierno) y a calidad (verano), se observaron comportamientos alimentarios distintos: baja similitud de dietas entre sexos y edades como consecuencia de la selección de parcelas, en el invierno, y alta similitud de dietas sobre nichos más restringidos, en el verano; pero en ambos casos, la amplitud de nicho trófico fue menor que en primavera. En este caso, por tanto, cuando los animales contaban con la mayor abundancia y mejores condiciones nutritivas de los recursos tróficos, fueron generalistas, contrariamente a las predicciones de la teoría del comportamiento alimentario (Emlen 1966). Ello se justifica por una amplitud del consumo de herbáceas en lógica respuesta a su máximo de producción, aunque es posible que, incluso en esta época, el nuevo crecimiento vegetal sea insuficiente para satisfacer las necesidades de las numerosas poblaciones de ungulados presentes en este área.

De acuerdo con las conclusiones de Mangel y Clark (1986) y Belovsky *et al.* (1989) sobre la dinamicidad de los modelos alimentarios, estos modelos pueden aplicarse directamente en la gestión de las poblaciones de ungulados con objeto de establecer los tamaños de población de las diferentes especies que pueden cohabitar en un territorio sin merma de sus condiciones fisiológicas y de la calidad del medio (Wallmo *et al.* 1977, Hobbs *et al.* 1982). Según Skogland (1988), la pérdida de eficacia biológica en diversos grandes mamíferos se ha atribuido al efecto multiplicador de los patrones alimentarios de invierno y verano, ambos incidentes en Quintos de Mora, donde se observaron indicios de débiles condiciones fisiológicas. Con objeto de satisfacer los requerimientos fisiológicos y de conducta, y, en última instancia, incrementar la eficacia biológica de la población de ciervos, convendría efectuar un manejo dirigido a controlar su estructura y densidad de población, evitando la alteración del proceso de desarrollo de los maquis en las áreas montañas y en gran parte de la raña.

Por último, la estructura de la población aparece como un factor relativamente importante en la organización de las estrategias alimentarias, y, por tanto, debería considerarse a la hora de interpretar los resultados y compararlos con los de otros estudios.

Bibliografía

- ALVAREZ, G. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecología*, 4: 159-169.
- ALVAREZ, G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, 2: 233-249.
- ALVAREZ, G., MARTÍNEZ, T. y MARTÍNEZ, E. 1991. Winter diet of red deer stag (*Cervus elaphus* L.) and its relationship to morphology and habitat in Central Spain. *Folia Zool.*, 40: 117-130.
- ANTHONY, R. G. y SMITH, N. S. 1974. Comparison of rumen and fecal analysis to describe deer diets. *J. Wildlife Manage.*, 38: 535-540.
- ARDITI, R. y DACOROGNA, B. 1988. Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *Am. Nat.*, 131: 837-846.
- BAUMGARTNER, L. L. y MARTIN, A. C. 1939. Plant histology as aid in squirrel food habit studies. *J. Wildlife Manage.*, 3: 266-268.
- BELOVSKY, G. E., RITCHIE, M. E. y MOOREHEAD, J. 1989. Foraging in complex environments: when prey availability varies over time and space. *Theor. Popul. Biol.*, 36: 144-160.
- BIRD, W. y UPHAM, L. 1980. Barbary sheep and mule deer food habits of Largo Canyon, New Mexico. *Proceedings of the Symposium on Ecology and Management of Barbary Sheep*: 92-96. Dpto. of Range & Wildlife Management. Texas Tech. University. Lubbock. Texas.
- BOYD, R. J. 1978. American elk. Pp: 11-29, en: Schmidt, J. L. y Gilbert, D. L. (eds.). *Big Game of North America. Ecology and Management*. Stackpole Books. Harrisburg.
- BRAZA, F., ALVAREZ, F., GELDOF, R. y BYLOO, H. 1984. Desplazamientos de ungulados silvestres a través de una zona de ecotono en Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 275-287.
- CABALLERO, R. 1985. *Habitat y Alimentación del Ciervo en Ambiente Mediterraneo*. Monografías, 34. ICONA. Madrid.

- CLUTTON-BROCK, T. H. y ALBON, S. D. 1989. *Red Deer in the Highlands*. BSP Professional Books. Oxford.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. *Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes*. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- CLUTTON-BROCK, T. H., IASON, G. R. y GUINNESS, F. E. 1987. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool.*, 211: 275-289.
- CRAWLEY, M. J. 1983. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Studies in Ecology, 10. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- CHAPUIS, J. L. 1980. Methodes d'etude du regime alimentaire du lapin de Garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) par l'analyse micrographique des feces. *Rev. Ecol (Terre Vie)*, 34: 158-198.
- DEARDEN, B.L., PEGAU, R. S. y HANSEN, R. M. 1975. Precision of microhistological estimates of ruminant food habits. *J. Wildlife Management*, 39: 402-407.
- DUSI, J. L. 1949. Method for the determination of food habit by plant microtechniques and histology and their applications to cotton-tail rabbit food habits. *J. Wildlife Management*, 13: 295-298.
- DZIECIOŁOWSKI, R. 1970a. Food selectivity in the red deer towards twigs of trees, shrubs and dwarf-shrubs. *Acta Theriol.*, 15: 361-365.
- DZIECIOŁOWSKI, R. 1970b. Variation in red deer (*Cervus elaphus* L.) food selection in relation to environment. *Ekologia Polska*, 18: 635-645.
- DZIECIOŁOWSKI, R. 1970c. Foods of red deer as determined by rumen content analyses. *Acta Theriol.*, 15: 89-110.
- EMLEN, L. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* 100: 611-617.
- FELDHAMER, G. A., KILBANE, T. P. y SHARP, D. W. 1989. Cumulative effect of winter on acorn yield and deer body weight. *J. Wildlife Management*, 53: 292-295.
- GEBCZYŃKA, Z. 1980. Food of the roe deer and red deer in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriol.*, 25: 487-500.
- GILLINGHAM, M. P. y BUNNELL, F. L. 1989. Black-tailed deer feeding bouts: dynamic events. *Can. J. Zool.*, 67: 1353-1577.

- GÓMEZ CASTRO, A. G., RODRÍGUEZ BERROCAL, J., COLLADO JARA, M. V., MEDINA CARNICER, M. y PEINADO LUCENA, E. 1978. La flora arbustiva mediterránea y su valoración. VII. Nota sobre la evolución de la composición nutritiva de (*Cistus ladaniferus* L.) Jara Negra. *Arch. Zootec.*, 27: 257-261.
- GÓMEZ MANZANEQUE, F. 1988. La cubierta vegetal de los Montes de Mora (Los Yébenes, Toledo). *Ecología*, 2: 111-130.
- HARTLEY, R. D. 1972. p-Conmaric and ferulic acid components of cell walls of ryegrass and their relationships with lignin and digestibility. *J. Sci. Fd. Agric.*, 23: 1347-1354.
- HAVSTAD, K. M. y DONART, G. B. 1978. The microhistological technique: testing two central assumptions in South-Central New Mexico. *J. Range Manage.*, 31: 469-470.
- HOBBS, N. T., BAKER, D. L., ELLIS, J. E., SWIFT, D. M. y GREEN, R. A. 1982. Energy -and nitrogen- based estimates of elk winter-range carrying capacity. *J. Wildlife Manage.*, 46: 12-21.
- HOBBS, N. T., BAKER, D. L. y GILL, R. B. 1983. Comparative nutritional ecology of montane ungulates during winter. *J. Wildlife Manage.*, 47: 1-16.
- HOFMANN, R. R. 1973. *The Ruminant Stomach*. East African Monographs in Biology, 2. East African Literature Bureau, Nairobi.
- HUBERT, G. F. Jr., WOOLF, A. y POST, G. 1980. Food habits of a supplementally-fed captive herd of white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 740-746.
- IASON, G. R., DUCK, C. D. y CLUTTON-BROCK, T. H. 1986. Grazing and reproductive success of red deer: the effect of local enrichment by gull colonies. *J. Anim. Ecol.*, 55: 507-515.
- ILLIUS, A. W. y GORDON, I. J. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.*, 56: 989-999.
- ILLIUS, A. W. y GORDON, I. J. 1990. Variation in foraging behavior in red deer and the consequences for population demography. *J. Anim. Ecol.*, 59: 89-101.
- JAMES, F. C. y RATHBUN, S. 1981. Rarefaction, relative abundance y diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785-800.
- JENKINS, S. H. 1982. Management implications of optimal foraging theory: a critique. *J. Wildlife Manage.*, 46: 255-257.

- KAY, R. N. B. 1982. The comparative anatomy and physiology of digestion in tragulids and cervids and its relation to food intake. Pp: 214-222, en: Wemmer, C. M. (ed.). *Biology and Management of the Cervidae*. Smithsonian Institution Press. Washington. D. C.
- KAY, R. N. B. y STAINES, B. W. 1981. The nutrition of the red deer (*Cervus elaphus*). *Commonwealth Bureau of Nutrition and Reviews* - Series B, 51: 601-622.
- LAUTIER, J. K., DAILEY, T. V. y BROWN, R. D. 1988. Effect of water restriction on feed intake of white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 52: 602-606.
- LUDWIG, J. A. y REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons. New York.
- MACARTHUR, R. H. y PIANKA, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100: 603-609.
- MAIZERET, C., BOUTIN, J. M. y SEMPERE, A. 1986. Intérêt de la méthode micrographique d'analyse des fèces pour l'étude du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage*, 3: 159-183.
- MANGEL, M. y CLARK, C. W. 1986. Towards a unified foraging theory. *Ecology*, 67: 1127-1138.
- MARTÍNEZ, T. 1988. Utilisation de l'analyse micrographique des fèces pour l'étude du régime alimentaire du bouquetin de la Sierra Nevada (Espagne). *Mammalia*, 52: 465-473.
- MARTÍNEZ, T., MARTÍNEZ, E. y FANDOS, P. 1985. Composition of the food of the spanish wild goat in Sierras de Cazorla y Segura, Spain. *Acta Theriol.*, 30: 461-494.
- McNAUGHTON, S. J. y WOLF, L. L. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167: 131-139.
- MEDINA BLANCO, M. 1956. Contribución al estudio del área de la encina en la provincia de Córdoba y de sus posibilidades alimenticias para el ganado. *Arch. Zootéc.*, 5: 103-196.
- MILLER, G. D. y GAUD, W. S. 1989. Composition and variability of desert bighorn sheep diets. *J. Wildlife Manage.*, 53: 597-606.
- MITCHELL, B., McCOWAN, D. y NICHOLSON, I. A. 1976. Annual cycles of body weight and condition in scottish red deer, *Cervus elaphus*. *J. Zool.*, 180: 107-127.
- MOEN, A. N. 1978. Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 42: 715-738.

- NUDDS, T. D. 1980. Forage "preference": theoretical considerations of diet selection by deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 735-746.
- OOSTING, H. J. 1956. *The Study of Plant Communities*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, California.
- OZOGA, J. J. y VERME, L. J. 1982. Physical and reproductive characteristics of a supplementally-fed white-tailed deer herd. *J. Wildlife Manage.*, 46: 281-301.
- PALACIOS, F., MARTÍNEZ, T. y GARZÓN, P. 1984. Datos sobre la ecología alimentaria del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*, Hilzheimer, 1909) y el gamo (*Dama dama*, Linne, 1758) durante otoño e invierno en el Parque Nacional de Doñana. Pp. 444-453, en: *Actas II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*, Cáceres, 1980.
- PALACIOS, F., MARTÍNEZ, T. y GARZÓN, P. 1989. Data on the autumn diet of the red deer (*Cervus elaphus* L. 1758) in the Montes de Toledo (Central Spain). *Doñana, Acta Vert.*, 16: 157-163.
- PETRIDES, G. A. 1975. Principal foods versus preferred foods and their relation to stocking rate and range condition. *Biol. Conserv.*, 7: 161-169.
- PYKE, G. H., PULLIAM, H. R. y CHARNOV, E. C. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. *Quart. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- ROBBINS, C. T., OFTEDAL, O. T. y O'ROURKE, K. I. 1982. Lactation, early nutrition, and hand-rearing of wild ungulates, with special reference to deer. pp. 429-442, en: Wemmer, M. (ed.). *Biology and Management of the Cervidae*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- ROBBINS, C. T., PODBIELANCIK-NORMAN, R. S., WILSON, D. L. y MOULD, E. D. 1981. Growth and nutrient consumption of elk calves compared to other ungulates species. *J. Wildlife Manage.*, 45: 172-186.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978a. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. I. Estudio de la dieta del ciervo. *Arch. Zootéc.*, 27: 73-82.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978b. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. II. Evolución de los principios nutritivos brutos. *Arch. Zootéc.*, 27: 243-255.

- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1979. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. III. Digestibilidad: evolución energético- nutritiva. *Arch. Zootéc.*, 28: 9-21.
- ROMINGER, E. M., DALE, A. R. y BAILEY, J. A. 1988. Shrubs in the summer diet of Rocky Mountain bighorn sheep. *J. Wildlife Manage.*, 52: 47-50.
- SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 369-404.
- SCHWARTZ, C. C., HUBBERTM. E. y FRANZMANN, A. W. 1988. Energy requirements of adult moose for winter maintenance. *J. Wildlife Manage.*, 52: 26-33.
- SEAL, U. S., NELSON, M. E., MECH, L. D. y HOSKINSON, R. E. 1978. Metabolic indicators of habitat differences in four Minnesota deer populations. *J. Wildlife Manage.*, 42: 746-754.
- SEAL, U. S., VERME, L. J., OZOGA, J. J. y ERICKSON, A. W. 1972. Nutritional effects on thyroid activity and blood of white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 36: 1041-1067.
- SKOGLAND, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarctic Ecology*, 7: 345-379.
- SKOGLAND, T. 1988. Tooth wear by food limitation and its life history consequences in wild reindeer. *Oikos*, 51: 238-242.
- SORIGUER, R. C. 1988. Alimentación del conejo (*Oryctolagus cuniculus* L. 1758) en Doñana, SO España. *Doñana, Acta Vert.*, 15: 141-150.
- SPARKS, B. R. y MALECHEK, J. C. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *J. Range Manage.*, 21: 264-265.
- STAINES, B. W., CRISP, J. M. y PARISH, T. 1982. Differences in the quality of food eaten by red deer (*Cervus elaphus*) stags and hinds in winter. *J. Appl. Ecol.*, 19: 65-77.
- SUTTI, J. M. y HAMILTON, W. J. 1983. The effect of winter nutrition on growth of young scottish red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool.*, 201: 153-159.
- URNESS, P. J., NEFF, D. J. y VAHLE, J. R. 1975. Nutrient content of mule deer diets from Ponderosa pine range. *J. Wildlife Manage.*, 39: 670-673.
- VANGILDER, L. D., TORGERSON, O. y PORATH, W. R. 1982. Factors influencing diet selection by white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 46: 711-718.

- VAN VREEDE, G., BRADLEY, L. C., BRYANT, F. C. y DELIBERTO, T. J. 1989. Evaluation of forage preferences indices for white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 53: 210-213.
- VAVRA, M., RICE, R. W. y HANSEN, R. M. 1978. A comparison of esophageal fistula and fecal material to determine steer diets. *J. Range Manage.*, 31: 11-220.
- VENERO, J. L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana-España. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 1-130.
- WALLMO, O. C., CARPENTER, L. H., REGELIN, W. L., GILL, R. W. y BAKER, D. L. 1977. Evaluation of deer habitat on a nutritional basis. *J. Range Manage.*, 30: 122-127.
- WARREN, R. J., KIRKPATRICK, R. L., OELSCHLA EGER, A., SCANLON, P. F. y GWAZDAUSKAS, F. C. 1981. Dietary and seasonal influences on nutritional indices of adult male white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 45: 926-936.
- WESTOBY, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.*, 108: 290-304.
- WHITE, R. G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos*, 40: 377-384.
- YALDEN, D. W. 1978. Observations on food quality in scottish red deer (*Cervus elaphus*) as determined by chemical analysis of the rumen contents. *J. Zool.*, 185: 253-277.

Apéndice .-Frecuencia relativa (f %) de las especies y grupos de plantas encontradas en la muestra anual del ciervo en Quintos de Mora, 1986-87

Taxones de plantas	f %	Taxones de plantas	f %
ARBOLES Y ARBUSTOS		MATAS	
<i>Quercus coccifera</i>	1,72	<i>Calluna vulgaris</i>	0,03
<i>Quercus rotundifolia</i>	10,92	<i>Genista tournefortii</i>	0,83
<i>Quercus pyrenaica</i>	1,59	<i>Genista hirsuta</i>	2,68
<i>Quercus suber</i>	0,06	<i>Genista florida</i>	0,02
<i>Quercus faginea</i>	2,35	<i>Genista tinctoria</i>	0,03
<i>Quercus spp.</i>	0,57	<i>Genista spp.</i>	0,15
<i>Phillyrea angustifolia</i>	5,88	<i>Lavandula stoechas</i>	0,75
<i>Fraxinus angustifolia</i>	3,31	<i>Teucrium polium</i>	0,09
<i>Olea europaea</i>	0,15	<i>Thymus mastichina</i>	0,45
<i>Cistus ladanifer</i>	5,23	<i>Ruscus aculeatus</i>	0,42
<i>Cistus populifolius</i>	0,32	<i>Sideritis hirsuta</i>	0,01
<i>Cistus albidus</i>	0,11	<i>Mentha cervina</i>	0,00
<i>Cistus salvifolius</i>	0,16	<i>Halimium ocymoides</i>	1,18
<i>Cistus spp.</i>	0,35	<i>Halimium umbellatum</i>	0,01
<i>Crataegus monogyna</i>	1,44	<i>Jasminum fruticans</i>	0,46
<i>Rubus ulmifolius</i>	2,25	<i>Daphne gnidium</i>	1,10
<i>Sorbus torminalis</i>	0,00	<i>Stachelina dubia</i>	0,67
<i>Malus sylvestris</i>	0,38	<i>Phlomis lychnitis</i>	0,08
<i>Prunus persica</i>	0,00	<i>Globularia alypum</i>	0,02
<i>Prunus cerasifera</i>	0,02		
<i>Arbutus unedo</i>	4,73	GRAMINEAS-JUNCACEAS	
<i>Erica lusitanica</i>	0,79	<i>Gramineas spp.</i>	2,26
<i>Erica australis</i>	2,40	<i>Poa bulbosa</i>	2,40
<i>Erica scoparia</i>	0,47	<i>Briza maxima</i>	0,18
<i>Erica arborea</i>	0,10	<i>Lolium rigidum</i>	0,02
<i>Erica spp.</i>	0,16	<i>Triticum compactum</i>	0,10
<i>Rhamnus alaternus</i>	0,47	<i>Cynodon dactylon</i>	0,05
<i>Rosmarinus officinalis</i>	4,73	<i>Aira cupaniana</i>	0,08
<i>Adenocarpus telonensis</i>	0,67	<i>Micropyrum tenellum</i>	0,17
<i>Coronilla juncea</i>	0,67	<i>Polypogon maritimus</i>	0,33
<i>Cytisus striatus</i>	3,09	<i>Holcus mollis</i>	1,07
<i>Juniperus oxycedrus</i>	0,08	<i>Bromus rubens</i>	0,34
<i>Pinus spp.</i>	0,62	<i>Bromus hordeaceus</i>	0,02
<i>Pistacia terebinthus</i>	0,05	<i>Bromus spp.</i>	0,07
<i>Acer opalus</i>	0,11	<i>Agrostis pourretii</i>	1,61
<i>Acer monspessulanum</i>	0,04	<i>Agrostis stolonifera</i>	0,20

GRAMÍNEAS-JUNCÁCEAS cont.

<i>Agrostis nebulosa</i>	0,02	<i>Lotus uliginosus</i>	0,69
<i>Agrostis</i> spp.	0,22	<i>Psoralea bituminosa</i>	0,03
<i>Brachipodium phoenicoides</i>	0,20	<i>Lotus angustissimus</i>	0,14
<i>Phragmites australis</i>	0,00	<i>Lotus</i> spp.	0,04
<i>Molinia coerulea</i>	0,46	<i>Clinopodium vulgare</i>	1,04
<i>Cynosurus echinatus</i>	0,04	<i>Prunella vulgaris</i>	0,01
<i>Melica ciliata</i>	0,07	<i>Vincetoxicum nigrum</i>	0,01
<i>Avena fatua</i>	1,13	<i>Tuberaria guttata</i>	0,06
<i>Avena sativa</i>	0,54	<i>Tolpis barbata</i>	0,02
<i>Hordeum vulgare</i>	3,29	<i>Senecio jacobea</i>	0,49
<i>Juncus bufonius</i>	0,19	<i>Inula salicina</i>	0,04
<i>Juncus effusus</i>	0,10	<i>Crupinia vulgaris</i>	0,16
<i>Juncus minutulus</i>	0,03	<i>Erodium cicutarium</i>	0,01
<i>Juncus</i> spp.	0,02	<i>Centaurea ornata</i>	0,10
		<i>Andryola integrifolia</i>	0,23
		<i>Vicia sativa</i>	0,27
		<i>Vicia villosa</i>	0,04
		<i>Trifolium pratense</i>	1,18
		<i>Trifolium striatum</i>	0,01
		<i>Trifolium angustifolium</i>	0,06
		<i>Dianthus lusitanicus</i>	0,18
		<i>Dianthus scaber</i>	0,30
		<i>Thapsia villosa</i>	0,00
		<i>Geranium molle</i>	0,24
		<i>Scutellaria minor</i>	0,03
		<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	0,05
		<i>Asphodelus albus</i>	0,41
		<i>Muscaris comosum</i>	0,02
		<i>Asparagus acutifolius</i>	0,15
		<i>Allium sphaerocephalon</i>	0,39
		<i>Allium paniculatum</i>	0,08
		<i>Allium</i> spp.	0,04
		<i>Merendera pyrenaica</i>	0,24
		<i>Ranunculus flammula</i>	0,01
		<i>Pteridium aquilinum</i>	0,32
		Indeterminadas	6,05
<hr/>			
HIERBAS			
<i>Hypericum perforatum</i>	0,05		
<i>Hypericum tomentosum</i>	0,05		
<i>Marrubium vulgare</i>	0,14		
<i>Filipendula vulgaris</i>	2,32		
<i>Rumex acetosella</i>	0,18		
<i>Sanguisorba minor</i>	0,02		
<i>Bubpleurum praealtum</i>	0,01		
<i>Potentilla erecta</i>	0,04		
<i>Geum sylvaticum</i>	0,05		
<i>Agrimonia eupatoria</i>	0,01		
<i>Digitales thapsi</i>	0,01		
<i>Serratula monardii</i>	0,07		
<i>Plantago lagopus</i>	0,24		
<i>Scorzonera graminifolia</i>	0,17		
<i>Calendula arvensis</i>	0,26		
<i>Carlina corymbosa</i>	0,49		
<i>Lactuca tenerrima</i>	0,01		
<i>Hieracium pilosella</i>	0,07		
<i>Papaver roheas</i>	0,73		
<i>Paronychia argentea</i>	1,01		
<i>Herniaria glabra</i>	0,00		
<i>Astragalus Lusitanicus</i>	0,01		

CAPÍTULO 4

DIETA INVERNAL DE LOS MACHOS DE CIERVO Y SU RELACIÓN CON LA MORFOLOGÍA Y EL HÁBITAT.

[Georgina ALVAREZ, T. MARTÍNEZ y E. MARTÍNEZ. 1991. Winter diet of red deer stag (*Cervus elaphus* L.) and its relationship to morphology and habitat in Central Spain. *Folia Zool.*40: 117-130].

Resumen

Se estudia la dieta invernal de los machos de ciervo en un ambiente mediterráneo del centro de España. Los árboles y arbustos aportaron el 95,5% de la dieta, destacando *Quercus rotundifolia* (35,4%), *Arbutus unedo* (19,7%), *Rosmarinus officinalis* (9,4%), *Phillyrea angustifolia* (7%), *Erica* spp. y *Cistus ladanifer*. Las herbáceas, la mayor parte en seco, representaron un 4% de la dieta. La similitud entre las dietas de los dos períodos estudiados (diciembre y finales de enero) fue alta, con una mayor diversidad en diciembre. En enero, aumentó la dominancia de *Q. rotundifolia* y *A. unedo*. Se observó una relación entre la dieta y la morfología (peso corporal y desarrollo de la cuerna) de los animales. Los animales más grandes presentaron un elevado consumo de *A. unedo*, indicando un uso preferente de sotobosque con matorrales densos y desarrollados en las áreas montanas, mientras que los de menor tamaño consumieron *Erica umbellata*, *P. angustifolia* y plantas herbáceas, tuvieron un nicho trófico más amplio y ocuparon áreas con menos cobertura arbustiva.

4.1. Introducción

El conocimiento de la dieta de los ungulados es clave en la gestión de sus poblaciones cuando se persigue el equilibrio con su ambiente. Se cuenta con un fondo importante de literatura referente a las necesidades nutritivas y calidad del alimento requerida por los cérvidos (Yalden 1978, Mould & Robbins 1981), así como sobre la selección del alimento y su relación con la disponibilidad cuantitativa y cualitativa (Dzieciolowski 1970a, Westoby 1974, Nudds 1980, Vangilder *et al.* 1982, Skogland 1984). Algunos planes de manejo de estas especies se han basado únicamente en los dos primeros aspectos para determinar la capacidad de carga del hábitat (Wallmo *et al.* 1977). Sin embargo, la complejidad de los sistemas naturales y la introducción o repoblación de especies cinegéticas imponen un análisis profundo de las relaciones de competencia intraespecíficas (Uchmanski 1987) e interespecíficas en condiciones de déficit alimentario (Dzieciolowski 1969, Clutton-Brock *et al.* 1982, Staines *et al.* 1982). Otros autores han estudiado la influencia de tales limitaciones sobre la condición nutricional de las poblaciones silvestres (Warren *et al.* 1981), y sus repercusiones sobre el nicho y la eficacia biológica (Westoby 1974, Wiens 1976, Nudds 1980, Skogland 1980, Clutton-Brock *et al.* 1982). En este sentido, Rosenzweig (1987), Holt (1987) y Morris (1987), siguiendo a Fretwell & Lucas (1970), han analizado la influencia de la selección de hábitat dependiente de la densidad sobre el fenotipo, de acuerdo con el axioma de que los hábitats son elegidos para maximizar la eficacia biológica individual.

Para el ciervo, la mayor parte de los estudios se han realizado en regiones templadas norteadas. En España, donde el clima mediterráneo impone unas características ambientales muy diferentes, solo se dispone de algunos trabajos de dieta en Doñana (Palacios *et al.* 1980, Venero 1984), Sierra Morena (Rodríguez Berrocal 1978) y Montes de Toledo (Palacios *et al.* 1989), pero no se conocen datos de selección trófica en relación con el estatus de las poblaciones.

En este trabajo se estudia la dieta invernal de los venados (*Cervus elaphus*) en una localidad mediterránea, en condiciones de déficit alimentario. Se comparan las dietas de

dos períodos con algunas diferencias en la disponibilidad trófica y se analizan sus relaciones con la morfología de los animales.

4.2. Area de estudio

El área de estudio es una finca cinegética estatal, cercada, con 6.862 ha de superficie (Quintos de Mora, 39° 25' N, 4° 04' O), situada en el extremo nororiental de los Montes de Toledo, en España central.

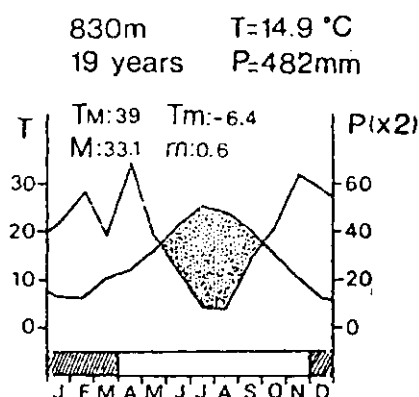


Figura 1. Diagrama climático del área de estudio (Quintos de Mora). T: temperatura media anual, P: precipitación anual, TM: temperatura anual máxima absoluta, Tm: temperatura anual mínima absoluta, M: temperatura media de las máximas durante el mes más cálido, m: temperatura media de las mínimas del mes más frío.

El clima es mediterráneo seco con inviernos suaves (Allue Andrade 1966; Fig. 1), y el bioclima mesomediterráneo (Rivas-Martínez 1981), con escasa influencia atlántica. El territorio está constituido por dos cadenas montañosas con altitudes máximas de 1.300 m y pendientes del 25-30%, separadas por un valle ancho, a 800 m de altitud.

La vegetación, fundamentalmente esclerófila, se caracteriza por una mezcla de *Quercus faginea* y *Quercus rotundifolia*, con sotobosque de *Arbutus unedo*, *Phillyrea angustifolia*, *Cistus ladanifer*, *Erica* sp., etc., en diferentes etapas de degradación. Esta cubierta vegetal

ha sido muy alterada en el valle por el adehesamiento del estrato arbóreo y la repoblación con *Pinus pinaster* y *Pinus pinea*, que se extienden también por algunos sectores del monte. El estrato herbáceo, seco de junio a noviembre y con una cobertura media aproximada del 20%, está presente en el valle central y en los barrancos de las dos cadenas montañosas. Una descripción más detallada del área puede encontrarse en Alvarez Jiménez (1988) y Gómez Manzaneque (1989). La población de ciervos ha sido estimada en 34 individuos/100 ha (Alvarez Jiménez 1988).

4.3. Material y métodos

La dieta se ha estudiado mediante el análisis de 42 contenidos estomacales (rúmenes) de machos adultos obtenidos en dos cacerías (20 en el mes de diciembre y 22 a finales de enero). Las batidas se hicieron en lugares distintos de la finca, pero con vegetación similar. Todos los animales fueron pesados (peso del animal entero) y en la segunda cacería se tomaron, además, diversas medidas de las cuernas.

Los restos vegetales se analizaron con la técnica utilizada normalmente en este tipo de estudios (Cederlund *et al.* 1980, Kaluzinski 1982, Fandos *et al.* 1988). Las monocotiledóneas se identificaron mediante técnicas de microscopía, comparando sus estructuras epidérmicas con las de una colección de referencia (Sparks & Malechek 1962). La técnica se explica detalladamente en Martínez *et al.* (1985).

Para valorar el desarrollo de la cuerna se ha empleado la fórmula oficial de valoración del trofeo de venado en España (Marqués de Laula 1987), excluyendo los puntos correspondientes al peso del trofeo, el número de puntas y los de valoración subjetiva, quedando de la siguiente forma: $IC = A*0,5 + B*0,25 + C*0,25 + D + E + F + G + H$, donde IC es el índice de desarrollo de la cuerna, A es el promedio de la longitud de las dos cuernas, B es el promedio de la longitud de las luchaderas, C es el promedio de la longitud de las puntas centrales, D es el promedio de los perímetros de las dos rosetas, E y F son los perímetros de la cuerna izquierda y derecha (respectivamente) entre la luchadera

y la punta central, G y H son los perímetros de la cuerna izquierda y derecha (respectivamente) entre la punta central y la corona. Todas las medidas se tomaron en centímetros, y de acuerdo con los criterios de Zejda & Babicka (1983).

Las dietas se han comparado mediante el índice de similitud de Kulczynski, $ISK = (2W / \Sigma(A+B)) * 100$, donde W es la proporción más baja de una especie de planta presente en las dos dietas, A es la proporción de cada una de las especies en una dieta y B es la proporción de cada especie en la otra dieta (Oosting 1956). La diversidad de las dietas se ha estimado con el índice de Shannon Weaver $H' = - \Sigma p_i \log_{10} p_i$ (Pielou 1975). Se ha utilizado el análisis de componentes principales (ACP) para ordenar los contenidos estomacales en función de la composición de la dieta. Las variables de la dieta fueron transformadas con arcoseno y las morfológicas con log10. Con objeto de probar si la variación de la dieta estaba relacionada con la variación fenotípica de los machos de ciervo, se realizaron análisis de regresión entre la situación de los animales (contenidos estomacales) sobre los ejes I, II y III de los PCA y las variables morfológicas. Además el ACP fue utilizado para analizar la asociación entre grupos de alimentos y las variables morfológicas. Los grupos de animales diferenciados en el espacio factorial se compararon con el test de la U de Mann-Whitney. El solapamiento en la dieta entre estos mismos grupos se estimó mediante el índice de MacArthur y Levins (1967): $(A_{jk} = \Sigma ij * pik / \sqrt{\Sigma pij * p^2 ik})$, donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones del recurso i utilizadas por las especies j y k . La amplitud de nicho trófico fue calculada también para cada grupo mediante el índice de Levins (Skogland 1984): $B = (1 / \Sigma p^2 i) / n$, donde p es la proporción del ítem i en la dieta y n es el número de especies o tipos vegetales considerados. Finalmente, se utilizó el análisis de regresión para determinar la relación entre la diversidad trófica (eH') de los contenidos estomacales y el fenotipo (peso corporal e índice de desarrollo de la cuerna) de cada individuo.



BIBLIOTECA

4.4. Resultados

4.4.1. Composición de la dieta

En el Apéndice 1 se muestran las características de la dieta. Los árboles y arbustos fueron el grupo más consumido (95,5% de la dieta). Las especies más relevantes, tanto en biomasa aportada como en frecuencia de aparición, fueron *Q. rotundifolia*, *A. unedo*, *Rosmarinus officinalis*, *P. angustifolia*, diversas especies de *Erica* y *C. ladanifer*. Las gramíneas-ciperáceas han supuesto el 3,7%. El resto de los grupos de especies consumidas tuvo escasa importancia (Tabla 1).

Grupos de plantas	% de Biomasa			ISK Dic-Ene
	Diciembre	Enero	Total	
Arboles y arbustos	93,3	97,7	95,5	65,4
Matas	0,2	0,2	0,2	5,0
Gramíneas-ciperáceas	5,1	2,0	3,7	32,8
Hierbas	1,2	0,1	0,6	1,7
Criptógamas	0,1	0,1	+	
Plantas leñosas	93,5	97,9	95,7	65,3
Gramin., Junc., Hierbas	6,5	2,1	4,3	32,9
Total	100,0	100,0	100,0	64,0
Diversidad				
	Diciembre	Enero	Total	
Plantas leñosas	0,89	0,68	1,07	
Gram., Junc., Hierbas	1,08	0,80	1,03	
Total	1,10	0,78	1,10	

Tabla 1. Porcentaje de biomasa aportado por cada grupo de plantas, índice de similitud (ISK) entre los dos períodos de estudio y diversidad por grupos de plantas y total.

La composición de la dieta apenas cambió entre diciembre y enero, aunque se observaron diferencias cuantitativas entre sus componentes. Así, *Q. rotundifolia* se consumió durante enero más del doble que en diciembre (48% vs. 21,3%), y *A. unedo* también fue más ramoneado. Por el contrario, los brezos alcanzaron un 29% de la dieta en diciembre y un 5% en enero.

Dada la dominancia de los árboles y arbustos (Tabla 1), el valor de similitud global encontrado (ISK = 64%) se explica por las variaciones de este grupo entre ambos períodos (ISK = 65,4). Los valores de similitud del resto de los grupos fueron bajos (Tabla 1), pero dada su pequeña contribución a la dieta tuvieron escaso efecto sobre el ISK de la dieta total.

La dieta fue más variada en diciembre ($H' = 1,10$) que en enero ($H' = 0,78$). Esta diferencia se explica por el menor número de especies herbáceas consumidas en enero, y por la dominancia de *Q. rotundifolia* y *A. unedo* en la dieta de este mes (Apéndice 1).

Las partes más consumidas de las plantas leñosas fueron las hojas, tallos y brotes, así como las flores de varias especies. Solo se encontraron frutos de *C. ladanifer*. Las gramíneas aportaron principalmente espigas y tallos, en su mayor parte secos, ya que gran parte de las especies consumidas eran anuales (Apéndice 1).

4.4.2. Relaciones entre dieta y morfología

Los contenidos estomacales fueron ordenados en tres análisis de componentes principales en función de la composición de las dietas de diciembre, enero y total (Tabla 2). La proporción de varianza explicada por los tres primeros factores fue del orden del 50-60% en los tres análisis. Las matrices de correlación entre la dieta y las variables morfológicas se muestran en el Apéndice 2.

	Diciembre RFI	Enero RFI	Total FI
<i>Quercus rotundifolia</i>	0,049	0,012	-0,410
<i>Arbutus unedo</i>	-0,715*	-0,447	-0,560
<i>Rosmarinus officinalis</i>	0,039	0,647*	0,480
<i>Erica umbellata</i>	0,940*	0,132	0,815
<i>Phillyrea angustifolia</i>	-0,292	0,684*	-0,064
<i>Erica australis</i>	-0,020	0,669*	0,542
<i>Erica arborea</i>	-0,792*	-0,176	-0,247
<i>Erica scoparia</i>	-0,267	0,779*	0,014
<i>Cistus ladanifer</i>	0,545*	0,507	0,656
<i>Erica lusitanica</i>	0,699*	-0,167	0,689
<i>Quercus suber</i>	-0,280	-0,224	-0,273
<i>Quercus faginea</i>	-0,331	-0,308	0,063
<i>Pinus</i> spp.	0,233	0,617*	0,297
Matas	0,096	0,100	0,285
Gramín.,junc., hierbas	0,190	0,640	0,393
%V	21,71	21,50	20,29
%VA (3F)	53,20	60,80	50,0
	RFI/P	RFI/P	RFI/IC
R	-0,392	-0,164	-0,44
P	0,09	0,47	0,04
R ²	15,35	2,7	19,25

Tabla 2. Números-peso del Factor I rotado o no rotado (RFI y FI, respectivamente), y varianza explicada por este factor (%V) y por los tres primeros factores (%V(3F)) de los ACP realizados con las especies y/o grupos que componen la dieta de los machos de ciervo. Abajo: resultados de los análisis de regresión de los factor-scores (en FI o RFI) con el peso del cuerpo (P) y el índice de desarrollo de la cuerna (IC). *Niveles de probabilidad inferiores a 0,05.

Los análisis de regresión de los animales cazados en todo el invierno y al final de enero mostraron una relación significativa entre la variación de la dieta (números-peso en FI y RFI de enero) y la morfología (Tabla 2). El índice de desarrollo de la cuerna absorbió un mayor porcentaje de variación de la dieta ($R^2=19,25$ en enero) que el peso ($R^2=15,35$ en diciembre, $R^2=2,70$ en enero y $R^2=12,55$ en todo el invierno). Ambas variables morfológicas absorbieron el 24,6% de la variación de la dieta en enero.

El ACP de diciembre con las variables morfológicas (Fig. 2, Apéndice 2) sugiere que los animales más pequeños tenían un consumo mayor de *Erica umbellata*, la cual se asociaba con *Erica lusitanica* y *Cistus ladanifer*, indicando un mayor uso de área abiertas. Así

podieron distinguirse dos grupos de animales con pesos significativamente diferentes (Tabla 3).

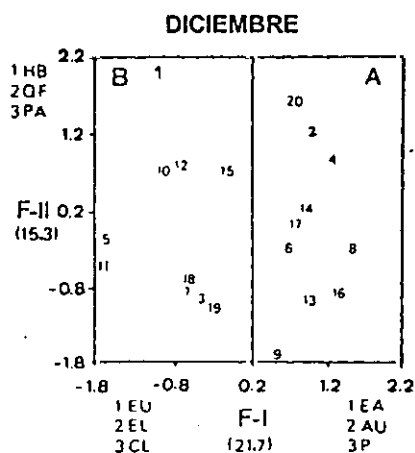


Figura 2. Localización de los machos cazados en diciembre en el espacio factorial definido por las especies vegetales que componen su dieta y por el peso de los animales. A y B son grupos con pesos significativamente diferentes. Los factores de carga significativos ($p < 0,05$) se muestran en orden de importancia (siglas en el Apéndice 1). La varianza explicada por cada factor se indica entre paréntesis.

La relación del tamaño de los animales con ciertas especies de la dieta fue más acusada a finales de enero (Fig.3, Apéndice 2), destacando el menor consumo de un grupo de especies representado por *Phillyrea angustifolia* y gramíneas y otras herbáceas (HB) por los adultos más grandes (RFI). También pudieron distinguirse dos grupos con pesos e índices de desarrollo de la cuerna significativamente distintos (Tabla 3).

	N	\bar{X}	SD	U-Test
Diciembre				
A (P)	10	95,9	13,3	A-B(P)= 2,460 *
B (P)	10	78,9	13,0	
Total	20	87,4	15,5	
Enero				
A (P)	14	98,0	10,2	A-B(P)=2,426 *
A (IC)	14	97,5	17,4	
B (P)	8	85,1	10,5	A-B(IC)=2,969 *
B (IC)	8	72,8	9,5	
Total (P)	22	93,3	11,9	
Total (IC)	22	88,6	19,1	
Todo el invierno				
A (P)	8	104,0	9,9	A-B(P)=2,447 *
B (P)	18	91,4	10,1	
C (P)	16	82,7	14,2	A-E(P)=3,061 *
D (P)	26	95,3	11,5	
E (P)	34	87,3	12,8	C-D(P)=2,709 *
Total	42	90,5	13,9	

Tabla 3. Valores medios y desviaciones estándar del peso del cuerpo (P, peso del cuerpo entero en Kg) e índice de desarrollo de la cuerna (IC, solo en enero) para los machos de ciervo cazados en diciembre, enero y la muestra total, y para los grupos definidos en el espacio factorial con morfologías significativamente distintas (Figs. 2, 3, y 4; A, B, C, D=A+B y E=B+C). N: número de contenidos estomacales. U-Test: resultados del test de U de Mann-Whitney; * $p < 0,05$.

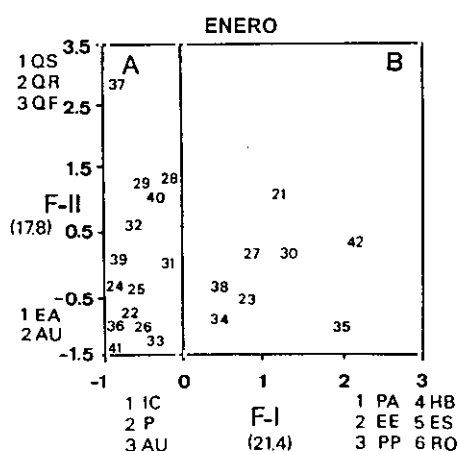


Figura 3. Localización de los machos de ciervo cazados al final de enero en el espacio factorial definido por las especies vegetales que componen su dieta y las variables morfológicas. A y B son grupos con pesos e índices de crecimiento de la cuerna significativamente diferentes. Los factores de carga significativos ($p < 0,05$) se muestran por orden de importancia (siglas en el Apéndice 1). La varianza explicada por cada factor se indica entre paréntesis.

En el análisis global (Fig.4), el factor I definió un gradiente según el cual los individuos más pequeños estaban preferentemente relacionados al consumo de *E. umbellata*, especies de herbáceas (Apéndice 2) y especies asociadas. Los animales de diciembre y enero no se separaron netamente al no haber diferencias significativas entre los pesos medios de ambos meses (U-Test=-1,096), pero la mayor parte de los individuos más pesados correspondieron a enero. Al igual que en los análisis anteriores, se observaron también pesos significativamente distintos entre varios grupos (A, B y C) separados arbitrariamente a lo largo del gradiente (Tabla 3).

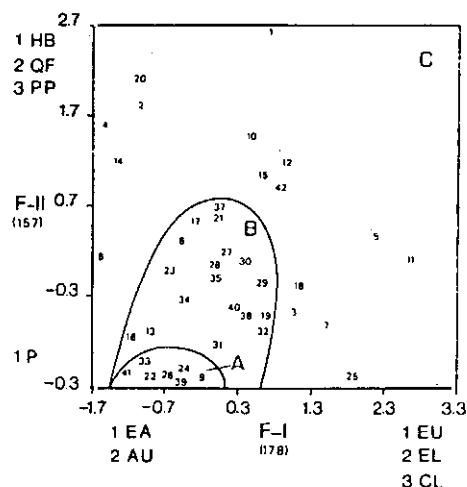


Figura 4. Localización de los machos de ciervo cazados durante el invierno en el espacio factorial definido por las especies vegetales que componen su dieta y el peso de los animales. Los animales aparecen ordenados de acuerdo a un gradiente de tamaño en el cual al menos tres grupos (A, B y C) tienen pesos significativamente diferentes. Los factores de carga significativos ($p < 0,05$) se muestran en orden de importancia (siglas en el Apéndice 1). La varianza explicada por cada factor se indica entre paréntesis.

A. unedo se asoció a *Erica arborea* en contraste a *E. umbellata* en los tres análisis. Como *E. arborea* tenía una frecuencia muy baja en la dieta y no se encontró una correlación significativa entre *A. unedo* y la morfología, esta asociación parece indicar una estructura de hábitats (maquis más desarrollados) que es generalmente preferida por los machos más grandes.

Además, esta asociación entre uso del hábitat y morfología se corroboró mediante las estimas de la estructura de la vegetación y composición florística hechas en diciembre y enero del mismo año a partir de observaciones de ciervo en transectos (datos no publicados). La cobertura de los arbustos (2-4 m), matorrales (0-2 m), *Q. rotundifolia*, *Erica* spp., *A. unedo* y la altura de los matorrales fueron significativamente mayores en las observaciones de los machos adultos con más de 10 puntas que en los machos adultos con menos puntas (17 y 80 observaciones respectivamente; t-test, $p < 0,001$ para *A. unedo* y arbustos, y $p < 0,01$ para el resto). Por otra parte, la cobertura de árboles (más de 4 m) y pasto fueron significativamente mayores para los machos con menos de 10 puntas ($p < 0,04$ y $p < 0,001$). De acuerdo con las medidas efectuadas sobre los individuos del presente estudio, existe una correlación positiva entre el número de puntas y el peso del animal ($r = 0,67$, $p < 0,001$), y entre el número de puntas y el índice de desarrollo de la cuerna ($r = 0,83$, $p < 0,001$), lo que justifica la comparación entre ambos grupos de datos.

El solapamiento de nicho fue mínimo entre las dietas de los machos más grandes de enero y los más pequeños de diciembre, aumentando al reducirse las diferencias entre los tamaños (Tabla 4). Los mayores valores de solapamiento se registraron entre los grupos de un mismo mes, correspondiendo el máximo a los dos grupos de enero. Esto fue debido a la diferencia en la disponibilidad trófica de ambos períodos y una mayor dispersión de la distribución del peso de los individuos más grandes en diciembre. Estos hechos se manifiestan claramente en la amplitud de dieta que, con la excepción de estos individuos (DA, Tabla 4), presentó una tendencia inversa al peso.

Se encontró una relación negativa entre la diversidad de la dieta y el fenotipo de los machos de ciervo para el conjunto del invierno, con una varianza explicada bastante baja ($r = -0,359$, $p = 0,02$, $R^2 = 12,90$). En los análisis de regresión por meses se observó una tendencia en el mismo sentido (eH'-P en diciembre, $r = -0,33$, $p = 0,155$; eH'-P en enero, $r = -0,192$, $p = 0,391$; eH'-IC en enero, $r = -0,377$, $p = 0,08$).

	Diciembre		Enero		B
	DB	DA	EB	EA	
Diciembre					
DB		0,74	0,65	0,58	0,53
DA			0,73	0,70	0,45
Enero					
EB				0,87	0,28
EA					0,20

Tabla 4. Solapamiento y amplitud (B, columna de la derecha) de nicho trófico para grupos de machos de ciervo con tamaños mayores y menores, en diciembre (DA y DB, respectivamente) y enero (EA y EB, respectivamente).

4.5. Discusión

4.5.1. Dieta

Las especies leñosas formaron la parte principal (95,7%) de la dieta invernal de los machos de ciervo. Esto coincide con los resultados de otros estudios realizados en hábitats mediterráneos similares (Palacios *et al.* 1989, Martínez, datos inéditos en Monfrague-España). Sin embargo, Rodríguez Berrocal (1978) encontró en Sierra Morena, en un hábitat similar, un consumo importante de herbáceas en febrero. Esta diferencia puede explicarse por el inicio más temprano de la primavera en esta localidad, o a un sesgo causado por el pequeño tamaño de muestra.

En Doñana, un área con distintas condiciones ambientales y con una disponibilidad cualitativa y cuantitativa de los recursos tróficos distinta, fue detectado en cambio un consumo equilibrado de especies herbáceas y leñosas durante otoño e invierno (Palacios *et al.* 1980, Venero 1984). Especies presentes en Doñana y en nuestra área de estudio, como *P. angustifolia*, *R. officinalis* y diversas especies del género *Erica*, fueron consumidas durante el invierno en las dos áreas, lo que podría indicar una cierta preferencia del ciervo por las mismas.

En los estudios realizados fuera de la Península Ibérica, se observa también una tendencia del ciervo al ramoneo, a pesar de las diferencias de hábitat. Los resultados de Dzieciolowski (1970b) en Polonia son parecidos a los obtenidos por nosotros en cuanto al consumo de los distintos grupos de plantas (leñosas, gramíneas y cereal). Heptner et al. (1986) también obtuvieron resultados parecidos en Crimea, y Eygenraam y Mitchell (1977) en Holanda. En cambio, Staines (1970) y Mitchell *et al.* (1977) en Escocia, y Jensen (1968) en Dinamarca, encontraron un consumo similar de herbáceas y leñosas.

El escaso consumo de hojas de *Q. faginea* (secas en la época del estudio) y de acículas de coníferas supone un rechazo de estas especies, muy extendidas en el área de estudio, ya que *Q. faginea* está presente por todo el territorio y *Pinus* spp. cubre aproximadamente un 30%. Venero (1984) no encontró restos de coníferas en Doñana, y Dzieciolowski (1970c) en muy baja proporción por en un estudio de selección en cautividad. Su consumo parece estar ligado a la disponibilidad de otros recursos tróficos más nutritivos, y es considerado como indicador de condiciones tróficas desfavorables (Dzieciolowski 1970b). En general, las partes más consumidas de las plantas fueron los brotes tiernos, las más digeribles y con mayor valor nutritivo (Sottini y Geri, en Rodríguez Berrocal 1973). En el mes de diciembre, los brotes jóvenes son más abundantes en *Erica* ssp. y *R. officinalis* en el área de estudio. El consumo de hierbas y gramíneas en este mes fue más del doble que en enero, coincidiendo con una mayor disponibilidad de los rebrotes tras las lluvias de otoño. La especial preferencia por *Q. rotundifolia* y *A. unedo* y, en menor medida, por *P. angustifolia* y *R. officinalis* a finales de enero puede estar relacionada con variaciones de la disponibilidad y palatabilidad de las leñosas y con la disminución de las herbáceas, pero también con los hábitos más selectivos de los animales de mayor tamaño, que son, en general, todos los de enero (véase segunda parte de la discusión).

4.5.2. Relaciones dieta, morfología y hábitat

Los resultados indican una relación de la dieta con el uso del hábitat, y entre ambos y la morfología. *E. arborea* y *A. unedo* constituyen el sotobosque más denso y desarrollado del estrato arbóreo de *Quercus* ssp. en los sectores montanos del área de estudio. Son una fuente de refugio, y un alimento de alto contenido energético (Rodríguez Berrocal 1979). Este hábitat óptimo es seleccionado durante todo el invierno por los animales más grandes. Los individuos de menor tamaño diversifican su dieta, consumiendo una serie de especies de menor valor nutritivo, en función de su disponibilidad y contenido energético a lo largo del invierno, desde *P. angustifolia* (de alta palatabilidad según Rodríguez Berrocal 1979) a las herbáceas, *C. ladanifer* y los brotes tiernos de *E. umbellata* y *E. lusitanica*, en el valle o en áreas montanas degradadas, los hábitats subóptimos más frecuentes (ver Holt 1987 y Morris 1987).

Se ha comprobado que existe una relación del peso del cuerpo y el tamaño de la cuerna con la edad (Huxley 1926, 1931 en Zejda 1983, Clutton-Brock 1982, Hobbs *et al.* 1983), más acusada en los primeros cinco años, y menos intensa hasta los diez años. Los ejemplares aquí tratados se encontrarían entre los 4 y los 7 años, si bien no se pudo determinar su edad exacta. En cualquier caso, ya fuera por tener mayor edad o mayor eficacia biológica, los morfotipos más grandes pudieron conseguir rangos dominantes y desplazar a los subordinados de los sitios óptimos de alimentación y refugio (Appleby 1980 en Clutton-Brock 1982, Uchmanski 1987). Esto podría explicar las diferencias de dieta asociadas al tamaño, y los hábitos alimentarios menos selectivos de los individuos medianos y pequeños. El hecho de que la composición de la dieta estuviera mejor determinada por el desarrollo de la cuerna que por el peso y, además, que la correlación entre la diversidad de la dieta y el crecimiento de la cuerna fuera casi significativa en enero, sugiere que el rango social fue principalmente determinado por el crecimiento de la cuerna, aunque ambos parámetros estaban significativamente correlacionados. Estos hallazgos están de acuerdo con los resultados de Bartos *et al.* (1987) y Bartos *et al.* (1988), aunque los últimos no encontraron una correlación significativa entre el peso del cuerpo y las características de la cuerna. Clutton-Brock *et al.* (1982) encontraron una relación entre el

peso y el tamaño del cuerpo, pero no con el desarrollo de la cuerna; Chesser y Smith (1987) explicaron la influencia del tamaño del cuerpo sobre el rango social, mientras Geist (1987) dio gran importancia al desarrollo de la cuerna en orden a maximizar el éxito reproductivo.

Staines *et al.* (1982) se basaron en las necesidades de refugio y en la conducta social para interpretar las diferencias entre las dietas de machos y hembras en Escocia. Clutton-Brock *et al.* (1982) encontraron que en invierno los machos gastaban más tiempo alimentándose en áreas de refugio que las hembras. Estos factores podrían quizá operar dentro de una clase de individuos si las condiciones lo requieren. Skogland (1984) encontró que la dieta de los renos en Noruega incluía gradualmente mayor cantidad de plantas de menor calidad nutritiva según decrecía la disponibilidad de su alimento principal, los líquenes. Esto tenía una repercusión sobre el nicho trófico, que incrementaba interfiriendo presumiblemente con la eficacia biológica. Nuestros resultados sugieren que la superpoblación (véase área de estudio) podría incrementar la amplitud de nicho trófico y de hábitat, resultando en un incremento de la variabilidad fenotípica, más probablemente como resultado de la competencia intraespecífica (Rosenzweig 1987, Uchmanski 1987).

Bibliografía

ALLUÉ ANDRADE, J. L. 1966. *Subregiones Fitoclimáticas de España*. Ministerio de Agricultura. Madrid.

ALVAREZ , G. 1989. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, 2: 233-249.

BARTOS, L., PERNER, V. y LOSOS, S. 1988. Red Deer Stags Rank Position, Body Weight and Antler Growth. *Acta Theriol.*, 33: 209-217.

BARTOS, L., PERNER, V. y PROCHAZKA, B. 1987. On the Relationship between Social Rank during the Velvet Period and Antler Parameters in a Growing Red Deer Stag. *Acta Theriol.*, 32: 403-412.

- CEDERLUND, G., LJUNGGVIST, H., MARKGREN, G. y STALFELT, F. 1980. Food of moose and roe-deer at Grimsö in Central Sweden. Results of rumen content analyses. *Viltrevy*, 11: 169-247.
- CHESSER, R. K. y SMITH, M. H. 1987. Relationships of genetic variation to growth and reproduction in the White-tailed deer. Pp:168-177, en: Wemmer, C.M. (Ed). *Biology and Management of the cervidae*. Research Symposia of the National Zoological Park, 1982. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. *Red Deer. Behavior and Ecology of two sexes*. Edinburgh University Press.
- DZIECIOŁOWSKI, R. 1969. Repartition of habitat niches within the area of red deer (*Cervus elaphus* L.) population. *Ekologia Polska*, 17: 381-389.
- DZIECIOŁOWSKI, R. 1970a. Variation in red deer (*Cervus elaphus* L.) food selection in relation to environment. *Ekologia Polska*, 18: 635-645.
- DZIECIOŁOWSKI, R. 1970b. Food of the red deer as determined by rumen content analyses. *Acta Theriol.*, 15: 89-100.
- DZIECIOŁOWSKI, R. 1970c. Food selectivity in the red deer towards twigs of trees, shrubs, and dwarf-shrubs. *Acta Theriol.*, 15: 361-365.
- FANDOS, P., MARTINEZ, T. y PALACIOS, F. 1987. Alimentación del corzo (*Capreolus capreolus*, L.) en España. *Ecología*, 1: 161-186.
- GEIST, V. 1987. On the evolution of optical signals in deer: a preliminary analysis. Pp:235-255, en: Wemmer, C.M. (Ed). *Biology and Management of the cervidae. Research Symposia of the National Zoological Park, 1982*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- GÓMEZ MANZANEQUE, F. 1988. La cubierta vegetal de los Montes de Mora (Los Yébenes, Toledo). *Ecología*, 2: 111-130.
- HEPTNER, V. G., NASIMOVIC, A. A. y BANNIKOV, A. G. 1966. Die Säugetiere der Sowjetunion. *Veb Gustav Fischer Verlag Jena*.
- HOBBS, N. T., BAKER, D. L. y GILL, R.B. 1983. Comparative nutritional ecology of montane ungulates during winter. *J. Wildlife Manage.*, 47: 1-16.
- HOLT, R. D. 1987. Population dynamics and evolutionary processes: the manifold roles of habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 1: 331-347.

- HUBERT, G. F., WOOLF, A. y POST, G. 1980. Food habits of a supplementally-fed captive herd of white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 740-746.
- JENSEN, P. V. 1968. Food selection of the Danish red deer (*Cervus elaphus* L.) as determined by examination of the rumen content. *Dan. Rev. Game Biol.*, 5: 1-44.
- KALUZINSKI, J. 1982. Composition of the food of roe deer living in fields and the effects of their feeding on plant production. *Acta Theriol.*, 27: 457-470.
- KAY, R. N. B. y STAINES, B. W. 1981. The nutrition of the Red Deer (*Cervus elaphus*). *Commonwealth Bureau of nutrition and Reviews* (B) 51: 601-622.
- MacARTHUR, R. H. y LEVIN, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101: 377-385.
- MARQUÉS DE LAULA 1987. *Fórmulas Oficiales de Homologación de los Trofeos de Caza*. ICONA. Madrid.
- MARTÍNEZ, T., MARTÍNEZ, E. y FANDOS, P. 1985: Composition of the food of the spanish wild goat in Sierras de Cazorla and Segura, Spain. *Acta Theriol.*, 30: 461-494.
- MITCHELL, B., STAINES, B. W. y WELCH, D. 1977. *Ecology of red deer. A research review relevant to their management in Scotland*. Institute of Terrestrial Ecology. Banchery.
- MORRIS, D. W. 1987. Spatial scale and the cost of density dependent habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 1: 379-388.
- MORRIS, D. W. 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure. *Evolutionary Ecology*, 2: 253-269.
- MOULD, D. E. y ROBBINS, C. T. 1981. Nitrogen Metabolism in elk. *J. wildlife Manage.*, 45: 323-334.
- NUDDS, T. D. 1980. Forage "preference": theoretical considerations of diet selection by deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 735-740.
- OOSTING, H. J. 1956. *The study of plant communities*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, California.
- PALACIOS, F., MARTÍNEZ, T. y GARZON, P. 1980: Datos sobre la ecología alimenticia del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus* Hilzheimer, 1909) y el gamo (*Dama dama* Linneo, 1758) durante otoño e invierno en el Parque Nacional de Doñana. *II Reunión Iberoamericana Cons. Zool. Vert.*: 444-454.

- PALACIOS, F., MARTÍNEZ, T. y GARZÓN, P. 1989. Data on the autumn diet of the red deer (*Cervus elaphus* L., 1758) in the Montes de Toledo (Central Spain). *Doñana, Acta Vert.*, 16: 157-163.
- PIELOU, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley Interscience, New York.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 37: 251-268.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1973. Flora arbustiva mediterránea y su valoración IV. *Arch. Zootéc.*, 22: 321-330.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. II. Evolución de los principios nutritivos brutos. *Arch. Zootéc.*, 27: 243-255.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1979. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. III. Digestibilidad: evolución energético-nutritiva. *Arch. Zootéc.*, 28: 9-20.
- ROSENZWEIG, M. L. 1987. Habitat selection as a source of biological diversity. *Evolutionary Ecology*, 1: 315-330.
- SKOGLAND, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarctic Ecology*, 7: 345-379.
- SPARKS, D. M. y MALECHEK, J. C. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *J. Range Manage.*, 21: 264-265.
- STAINES, B. W. 1970. *The management and dispersion of a red deer population in Glen Dye, Kincardineshire*. Ph. D. thesis, University of Aberdeen.
- STAINES, B. W., CRISP, J. M. y PARISH, T. 1982. Differences in the quality of food eaten by red deer (*Cervus elaphus*) stags and hinds in winter. *J. Appl. Ecol.*, 19: 65-77.
- UCHMANSKI, J. 1987. Resource partitioning among unequal competitors. *Ekologia Polska*, 35: 71-87.
- VANGILDER, L. D., TORGERSON, O. y PORATH, W. R. 1982. Factors influencing diet selection by white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.* 46: 711-718.
- VENERO, J. L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana-España. *Doñana, Acta Vert.* 11: 1-130.

- WALLMO, O. C., CARPENTER, L. H., REGELIN, W. L., GILL, R. B. y BAKER, D. L. 1977. Evaluation of deer habitat on a nutritional basis. *J. Range Manage.*, 30: 122-127.
- WARREN, R. J., KIRKPATRICK, R. L., OELSCHLAEGER, A., SCANLON, P. F. y GWAZDAUSKAS, F. C. 1981. Dietary and seasonal influences on nutritional indices of adult male white-tailed deer. *J. wildlife Manage.*, 45: 926-936.
- WESTOBY, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.*, 108: 290-304.
- WIENS, J. A. 1976. Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 81-120.
- YALDEN, D. W. 1978. Observations on food quality in Scottish Red deer (*Cervus elaphus*) as determined by chemical analysis of the rumen contents. *J. Zool. Lond.*, 185: 253-277.
- ZEJDA, J. y BABICKA, C. 1983. Variability of antlers in a sika deer (*Cervus nippon*) population in Czechoslovakia. *Folia Zool.* 32: 225-240.

Apéndice 1. Porcentajes de biomasa (V= volumen en cc y f= frecuencia contenidos estomacales con item) de cada especie y grupo vegetal en la dieta de los machos de ciervo durante el invierno, en Quintos de Mora (Toledo, España). Partes de las plantas consumidas: H = hojas, T = tallos, B = brotes o yemas, F= flores, FR= frutos y S= espigas.

Grupos de plantas y especies	Diciembre		Enero		Total		Partes
	V (%)	f (%)	V (%)	f (%)	V (%)	f (%)	
Arboles y arbustos							
<i>Quercus rotundifolia</i> QR	21,3	100	48,2	100	35,04	100	H,T
<i>Arbutus unedo</i> AU	16,0	85	23,0	68	19,7	76	H,T,F
<i>Rosmarinus officinalis</i> RO	10,9	95	8,1	100	9,4	98	H,T,F
<i>Erica umbellata</i> EU	8,1	55	1,3	45	4,5	50	H,T,B
<i>Phillyrea angustifolia</i> PA	6,8	80	7,2	95	7,0	88	H,T
<i>Erica australis</i> ES	6,3	50	1,4	27	3,7	38	H,T,B,F
<i>Erica arborea</i> EA	4,8	45	0,6	32	2,6	38	H,T,B
<i>Erica scoparia</i> EE	5,2	55	1,4	50	3,2	52	H,T,B,F
<i>Cistus ladanifer</i> CL	4,9	85	2,2	82	3,5	83	H,T,FR
<i>Erica lusitanica</i> EL	4,6	35	0,3	9	2,3	21	H,T,B
<i>Quercus suber</i> QS	2,9	35	3,5	32	3,2	33	H,T
<i>Quercus faginea</i> QF	0,8	55	0,2	14	0,5	33	H
<i>Pinus pinaster</i> PP	0,8	20	0,3	18	0,5	19	H
<i>Hedera helix</i>	+	10	+	5	+	7	H
<i>Rhamnus alaternus</i>	+	5	-	-	+	2	H
<i>Cistus populifolius</i>	+	10	+	5	+	7	H
<i>Rosa</i> spp.	+	5	-	-	+	2	H
<i>Juniperus oxycedrus</i>	-	-	+	9	+	5	H
<i>Lonicera periclymenum</i>	-	-	+	5	+	2	H
Matas DS							
<i>Halimium umbellatum</i>	0,1	10	+	9	0,1	10	H
<i>Calluna vulgaris</i>	0,1	5	-	-	+	2	H,T
<i>Teucrium fruticans</i>	+	5	-	-	+	2	H
<i>Genista tournefortii</i>	-	-	0,2	9	0,1	5	H,T
Gramíneas y juncaceas HB							
<i>Festuca</i> spp.	0,6	10	-	-	0,3	5	T,H
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	0,8	10	-	5	0,4	7	T,H
<i>Poa bulbosa</i>	0,5	35	+	5	0,2	19	T,B,H
<i>Carex</i> spp.	0,3	15	+	9	0,2	12	H
<i>Hordeum vulgare</i>	0,5	15	0,5	18	0,5	17	T,H
<i>Agrostis</i> spp.	0,4	10	0,2	14	0,3	12	T,H,S
<i>Lolium perenne</i>	0,4	5	0,3	14	0,3	10	T,H,S
<i>Cynosurus echinatus</i>	0,2	15	0,1	18	0,2	17	T,H,S
<i>Avena</i> spp.	0,4	5	-	-	+	2	T,H
<i>Aegilops truncialis</i>	0,1	10	-	-	0,1	5	H,S
<i>Vulpia</i> spp.	0,1	5	-	-	+	2	T,S
<i>Avena fatua</i>	+	5	0,1	5	0,1	5	T,H
<i>Bromus rubens</i>	-	-	0,2	14	0,1	7	H,S
<i>Agrostis castellana</i>	-	-	+	5	+	2	H
<i>Poa</i> spp.	-	-	+	5	+	2	T,H
<i>Graminae</i>	1,1	40	0,4	50	0,7	45	T,H

Grupos de plantas y especies	Diciembre		Enero		Total		Partes
	V (%)	f (%)	V (%)	f (%)	V (%)	f (%)	
Hierbas HB							
<i>Compositae</i>	1,1	20	-	-	0,5	10	T
<i>Sanguisorba</i> spp.	0,1	5	-	-	+	2	H
<i>Asphodelus</i> spp.	+	5	+	5	+	5	H
<i>Liliaceae</i>	+	5	-	-	+	2	H
<i>Carlina</i> spp.	+	5	-	-	+	2	H
<i>Rumex</i> spp.	+	5	+	14	+	10	H
<i>Papaver rhoeas</i>	+	5	-	-	+	2	FR
<i>Trifolium stellatum</i>	+	15	-	-	+	7	H,FR
<i>Papilionaceae</i>	-	-	+	5	+	2	H
<i>Ornithopus</i> spp.	-	-	+	5	+	2	FR
<i>Umbeliferae</i>	-	-	+	5	-	2	H
<i>Narcissus</i> spp.	-	-	+	5	+	2	H
<i>Ornith. Pyrenaicum</i>	-	-	+	5	0,1	2	H
Cryptogamas							
Hongos	+	5	+	5	+	5	
Líquenes	-	-	+	5	+	2	
Musgos	+	15	+	5	+	10	
Helechos	-	-	+	5	+	2	H
Total	+	30	+	14	+	21	
Indeterminadas	+	10	+	9	0,3	10	T,H

Apéndice 2. Matrices de correlación entre las variables de la dieta (parte superior) y las variables morfológicas (parte inferior). Solo se indican los coeficientes de correlación con niveles de probabilidad $<0,1$; en negrita se indican los valores de $p < 0,05$. N es el número de contenidos estomacales analizados. Los nombres de las variables se muestran en el Apéndice 1.

	Diciembre N = 20	Enero N = 22	Total N = 42		Diciembre N = 20	Enero N = 22	Total N = 42
QR-AU	-	-0,757	-0,403	EU-EL	0,632	0,632	0,684
QR-RO	-0,529	-	-0,319	EU-QS	-0,435	-	-
QR-EU	-	0,372	-	EU-DS	-	0,598	-
QR-ES	-	-	-0,357	PA-CL	-	0,515	-
QR-EA	-	-0,537	-0,346	PA-QS	0,392	-	-
QR-EL	-	-	-0,300	PA-QF	0,508	-	-
QR-QS	-	0,523	0,337	PA-PP	-	0,434	-
QR-HB	-	-	-0,277	ES-EE	-	0,523	-
AU-EU	-0,658	-0,464	-0,492	ES-CL	-	-	0,335
AU-ES	-0,390	-0,392	-0,358	ES-HB	-	-	0,315
AU-EA	0,406	0,592	0,343	EA-EL	-0,441	-	-
AU-CL	-0,469	-	-0,294	EA-QS	-	-0,444	-
AU-EL	-	-	-0,272	EA-QF	-	-	0,355
AU-QS	-	-0,513	-	EE-EL	-0,424	-	-
AU-PP	-	-0,360	-	EE-PP	-	0,410	-
AU-HB	-	-	-0,265	EE-HB	-	0,407	-
RO-PA	-	0,363	-	CL-EL	-	-	0,324
RO-ES	0,554	0,574	0,560	EL-QF	-0,418	-	-
RO-EE	-0,379	0,389	-	EL-DS	-	0,755	0,291
RO-CL	-	-	0,259	QS-QF	-	0,463	-
EU-PA	-	0,422	-	QF-HB	0,619	-	0,640
EU-EA	-0,732	-0,491	-0,450	PP-HB	-	0,395	0,396
EU-CL	0,516	-	0,508				
P-AU	0,421	-	-	AI-PA		-0,502	
P-EU	-0,448	-	-0,403	AI-HB		-0,497	
P-PA	-	-0,495	-0,269				
P-HB	-	-0,404	-0,403				

CAPÍTULO 5

VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA DE MACHOS, HEMBRAS Y CRÍAS DE GAMO.

[Georgina ALVAREZ y J. RAMOS. 1991. Variación estacional de la dieta de machos, hembras y crías de gamo (*Dama dama*) en Quintos de Mora (Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 18: 217-236].

Resumen

Se ha estudiado la dieta de los machos, hembras y crías de gamo (*Dama dama*) en una localidad montana mediterránea, mediante el análisis de los restos vegetales encontrados en los excrementos recolectados a lo largo de un ciclo anual. La fracción más abundante de la dieta anual correspondió a los árboles y arbustos (44%), siendo los restos más frecuentes los de *Quercus rotundifolia* y *Pinus* spp. La estación influyó en la ingestión de hierbas (principalmente dicotiledóneas), que fueron más consumidas en primavera, del cereal, muy consumido como suplemento alimentario en el invierno, y de los caméfitos, con un consumo máximo en primavera. Los machos adultos hicieron un mayor consumo de árboles y arbustos, diferenciándose así de las dietas de hembras y crías. La similitud entre dietas por sexos y edad fue mayor en invierno, cuando la amplitud de nicho trófico fue mínima. También fue alta en el verano entre machos y hembras, y mínima en el otoño, coincidiendo con la época del celo. Se sugiere la influencia de condiciones de déficit alimentario. Por último, los resultados vienen a confirmar una vez más unos hábitos más pastadores en el gamo que en el ciervo.

5.1. Introducción

El gamo (*Dama dama*) es un cérvido con una distribución muy fragmentada y dispersa en España. Ello ha sido consecuencia del manejo cinegético, desarrollado principalmente en fincas particulares. Sus poblaciones coinciden en muchos casos con poblaciones numerosas de otros ungulados en terrenos generalmente cercados. Así pues, la biología de esta especie en España debe de estar influida por los efectos asociados a las condiciones de manejo (Palacios *et al.* 1984, Venero 1984, Rodríguez Berrocal y Molera Aparicio 1985, Braza y Alvarez 1987). A pesar de ello, los estudios de alimentación han apuntado un consumo casi exclusivo de plantas del estrato herbáceo, coincidiendo con los resultados encontrados en otras regiones del Paleártico occidental (Chapman y Chapman 1975). Nugent (1990), por el contrario, halló una proporción dominante de plantas leñosas en la dieta del gamo en varios bosques de Nueva Zelanda, indicando la importancia de la disponibilidad trófica en el comportamiento alimentario de la especie. Esta variabilidad en el uso de los recursos concuerda con las observaciones de Kay (1982) sobre la fisiología y anatomía del aparato digestivo de los cérvidos, con arreglo a los cuales considera al gamo como un herbívoro de amplio espectro con rasgos pastadores ligeramente más acusados que en el ciervo, y al corzo como la más ramoneadora de estas tres especies.

Nuestro estudio se realizó en una finca mediterránea cercada, con una elevada densidad de ciervos (*Cervus elaphus*) y presencia de corzo (*Capreolus capreolus*). En este área, el ciervo presenta una dieta mixta, con una mayor participación de la fracción leñosa que de la herbácea, aunque matizada por la influencia de diversos factores y por la incidencia de un déficit alimentario durante el invierno y el verano que parecía determinar la organización de las estrategias alimentarias (Alvarez y Ramos 1991). Las áreas de campeo del ciervo y del gamo se solapan en el área de estudio, estando la de este último restringida a los terrenos llanos, donde abunda el pastizal. En estas condiciones, se planteó el presente estudio con objeto de comprobar: 1) si la dieta del gamo se ajusta a hábitos preferentemente pastadores, diferenciándose así de la dieta del ciervo; 2) si existen condiciones de déficit alimentario deducibles a partir de las variaciones estacionales de la dieta por clases de edad-sexo; y 3) si existen diferencias en el uso de los recursos entre clases de edad-sexo.

5.2. Material y métodos

El material de estudio procede de Quintos de Mora, localidad mesomediterránea situada en las estribaciones orientales de Montes de Toledo (39°25'N, 4°04'O). Para una descripción detallada del área de estudio véase Alvarez y Ramos (1991) y Gómez Manazaneque (1988).

La composición botánica de la dieta fue determinada mediante el análisis microhistológico de los restos vegetales presentes en los excrementos de machos adultos, hembras adultas y crías (hasta 1 año), recogidos mensualmente desde septiembre de 1986 hasta agosto de 1987. Los resultados obtenidos a partir de esta técnica no se corresponden con el consumo real de los alimentos, ya que se ha comprobado una variabilidad en su digestibilidad (Maizeret *et al.* 1986). A pesar de ello, esta técnica es muy útil en estudios de dieta comparada entre individuos y biotopos (véase al respecto, por ejemplo, Anthony y Smith 1974, Dearden *et al.* 1975, Vavra *et al.* 1978, Bird y Upham 1980, Maizeret *et al.* 1986, Martínez 1988, Rominger *et al.* 1988).

Se recolectaron excrementos frescos en 8 áreas representativas del valle del río de Las Navas y del piedemonte de la umbría de la sierra del Pocito (unas 3.000 Ha en total, a 800 m de altitud), donde se localiza la especie, en dehesas de encina (*Quercus rotundifolia*) y quejigo (*Quercus faginea*), pinares (*Pinus pinea*, *Pinus pinaster*) sobre matorrales y pastos, siembras de cereal y carrascales (*Q. rotundifolia*) poco desarrollados. Las muestras mensuales de cada área contenían grupos de excrementos de un mínimo de 5 individuos para cada clase de edad-sexo. Todas las muestras correspondientes a un mismo mes y clase de individuo se agruparon sin diferenciación de hábitats, con objeto de aumentar el tamaño de la muestra, obteniendo de esta forma 36 muestras (12 meses x 3 clases de individuos) de al menos 40 individuos cada una. Los excrementos se asignaron a una de las tres clases de edad-sexo consideradas por comparación con una colección de referencia. La morfología de las tres clases de individuos se diferenció significativamente entre sí y también de la de los machos, hembras y crías de ciervo mediante técnicas discriminantes. Se identificó correctamente el 86,3% de los excrementos de gamo recogidos a lo largo del año (82,5%

machos, 92,3% hembras y 83,8% crías). Se encontraron asimismo diferencias significativas entre clases de individuos de ambas especies en distintas épocas del año (Alvarez 1994).

La técnica de identificación microscópica de las epidermis vegetales puede encontrarse en Sparks y Malechek (1968), Chapuis (1980) y Martínez *et al.* (1985). Con el material homogeneizado de cada una de las 36 muestras mensuales, se montaron 3 preparaciones histológicas en las que se contaron un total de 600 epidermis por muestra (200 por preparación). A partir de las frecuencias absolutas mensuales de cada taxón vegetal se obtuvieron medias estacionales (INV: diciembre, enero y febrero; PRI: marzo, abril y mayo; VER: junio, julio y agosto; OTO: septiembre, octubre y noviembre), de las que se obtuvieron porcentajes. Todas las especies encontradas se clasificaron en cinco grandes grupos vegetales (Alvarez y Ramos 1991): árboles y arbustos (ARB), matas de altura inferior a 1 m (MAT), juncos y gramíneas (GRAM), el resto de las herbáceas (dicotiledóneas excepto el orden *Liliales*) más los helechos (HERB) y el cereal (CER).

Los cálculos de la amplitud de nicho trófico ($A = eH'$, siendo $H' = -\sum p_i \ln p_i$ el índice de Shannon-Weaver), de la equirrepartición (índice modificado de Hill, en Ludwig y Reynolds 1988) y de la riqueza de especies vegetales se realizaron sobre las especies con frecuencia mayor del 1% en las listas estacionales y anuales, con objeto de disminuir el efecto de la aleatoriedad del consumo. No obstante, se consideró el total de restos para el cálculo de los sumatorios de frecuencias absolutas para cada grupo vegetal, de las frecuencias relativas de cada especie o taxón, del cálculo de la dominancia (McNaughton y Wolf 1970) y del porcentaje de coincidencia entre las dietas de distintas clases de individuos (índice de similitud de Kulczynski, en Oosting 1956).

No se utilizaron tests estadísticos para la comparación de diferencias, ya que el material de estudio plantea problemas de pseudo-replicación (tamaño de muestra sobre epidermis vegetales y no sobre individuos). Se realizó, sin embargo, un análisis de componentes principales (ACP) para ordenar las dietas estacionales y por edad-sexo en relación con el consumo de los cinco grupos vegetales. También se efectuó un análisis de

correspondencias (AC) con objeto de explicar las diferencias o similitudes entre las distintas dietas (estaciones y clases de individuo) según su composición específica. Se consideraron las especies con frecuencia mayor del 1% en dos o más clases de individuo y estación (12 combinaciones), y aquellas presentes en un sola clase con frecuencia superior al 5%. Se efectuó una transformación angular de los datos. Las coordenadas de los puntos en el espacio factorial fueron ajustadas a porcentajes para comparar directamente las dos ordenaciones recíprocas (especies x dietas y dietas x especies) (Pielou 1984).

5.3. Resultados

5.3.1. Dieta anual y variación estacional

La especie consumió al menos 102 especies vegetales (Apéndice) a lo largo del ciclo anual estudiado. Solo 29 se encontraron con una frecuencia superior al 1%, representando el 77,6% del total. Las plantas más frecuentes fueron *Q. rotundifolia* y *Pinus* spp.. Árboles y arbustos (ARB), fue el grupo vegetal más representado en la dieta (44%, Tabla 1), incluyendo 13 especies con una participación superior al 1%, y alcanzando un 83% del total de las leñosas (ARB + MAT). Las matas (MAT) constituyeron el alimento natural menos ingerido (9%), presentando una fuerte dominancia de *Genista hirsuta*. Los restos de plantas del pastizal (GRAM + HERB) tuvieron una participación inferior a los de las leñosas, siendo HERB el componente más diverso y frecuente, mientras que las gramíneas presentaron una elevada dominancia.

	f %	S	D	SppD
ARB	43,82	13	29,04	QROT 16,29%, PSPP 12,74%
MAT	8,73	1	49,30	GHIR 37,21%, SDUB 12,09%
GRAM	15,65	5	45,38	APOU 27,08%, PBUL 18,31%
HERB	24,61	8	20,10	LULI 11,61%, AALB 8,49%
CER	7,19	2		

Tabla 1. Frecuencia (f%), dominancia (D) y especies dominantes (SppD) de los 5 tipos vegetales que componen la dieta anual del gamo en Quintos de Mora, 1986-87. S es la riqueza de especies con $f > 1\%$. QROT: *Q. rotundifolia*, GHIR: *G. hirsuta*, APOU: *Agrostis pourretii*, LULI: *Lotus uliginosus*, PSPP: *Pinus* spp., SDUB: *Stachelina dubia*, PBUL: *Poa bulbosa*, AALB: *Asphodelus albus*.

La dieta varió entre las 4 estaciones del año. Primavera e invierno fueron las épocas con dietas más y menos diversas, respectivamente (Tabla 2).

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
S	28	23	30	29
A	24,16	17,41	25,32	24,20
E	0,89	0,80	0,89	0,87

Tabla 2. Riqueza (S), amplitud de nicho trófico (A) y equirrepartición (E) de las especies con frecuencia mayor del 1% en la dieta estacional del gamo, Quintos de Mora, 1986-87.

La estación del año influyó fundamentalmente en el consumo de HERB y CER (Fig. 1). La frecuencia de aparición de restos de ARB osciló entre el 37% en invierno y el 51% en otoño, época en la que su consumo fue más rico en especies con frecuencia mayor del 1%. *Q. rotundifolia* apareció entre las dos especies dominantes durante todo el año, salvo en la primavera, en que fue sustituida por *Arbutus unedo* y *Cistus ladanifer* (véase Apéndice).

El alto consumo en invierno de *Pinus* spp. (34%) marcó la máxima dominancia en la composición de la fracción de ARB. GRAM y CER compensaron en invierno el menor consumo del resto de los alimentos, observándose una dominancia máxima en el grupo de las gramíneas debida al elevado consumo de *Agrostis pourretii* y *Molinia coerulea*. Solo en esta época, la cebada representó mayoritariamente el consumo de cereal (69%). El resto de las herbáceas (HERB) fueron consumidas preferentemente en primavera y, sobre todo, en el verano, con la participación prioritaria de *Trifolium* spp. (primavera), *Lotus uliginosus* y *Clinopodium vulgare* (ambas en verano). El bajo consumo de MAT ascendió en primavera al 15%, con una composición más rica y menos dominante que el resto del año.

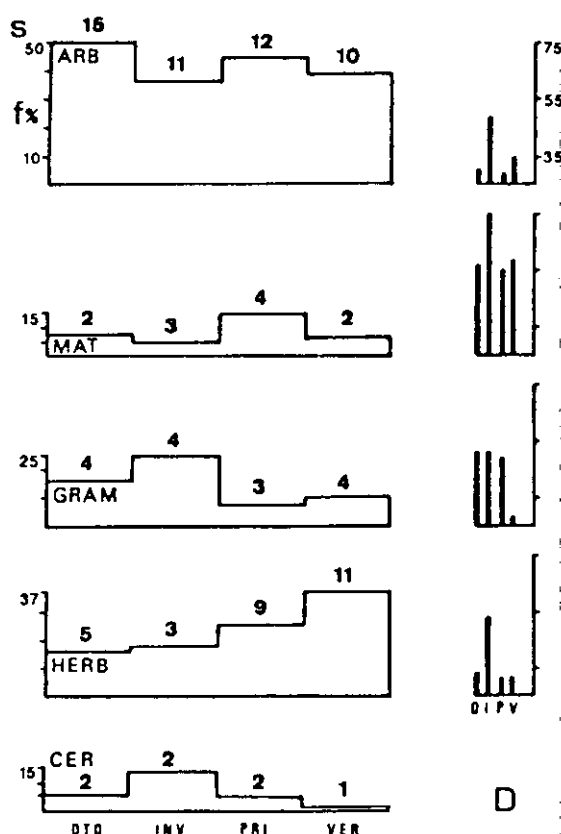


Figura 1. Variación estacional de la frecuencia (f%) y dominancia (D) de los cinco grupos vegetales representados en la dieta del gamo en Quintos de Mora, 1986-87. ARB: árboles y arbustos, MAT: matas pequeñas, GRAM: gramíneas y juncáceas, HERB: otras herbáceas, CER: cereal.

5.3.2. Variación de la dieta por sexo y edad

La dieta anual de las crías fue más diversa que la de los adultos. La similitud en la composición de las dietas anuales fue mayor entre hembras y crías, y menor entre machos y crías (Tabla 3). Como se muestra en la Fig. 2, los machos consumieron ARB en mayor cantidad y riqueza de especies, y menos pasto.

	Machos	Hembras	Crías
S	29	25	29
A	25,37	20,710	25,507
E	0,93	0,875	0,935
Similitud	M-H	M-C	H-C
	66,87	59,49	68,66

Tabla 3. Riqueza (S), amplitud de nicho trófico (A) y equirrepartición (E) de las especies con participación mayor del 1 % en las dietas anuales de machos adultos, hembras adultas y crías de gamo en Quintos de Mora, 1986-87. Abajo: similitud entre dietas por edades y sexos (M: machos, H: hembras, C: crías).

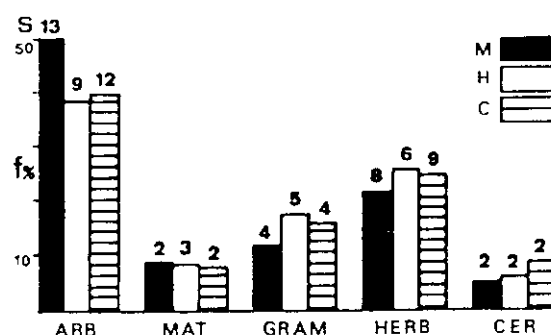


Figura 2. Frecuencia relativa (f%) y riqueza (S, para $f > 1\%$) de los cinco grupos vegetales representativos de la dieta anual de los machos (M), hembras (H) y crías (C) de gamo en Quintos de Mora, 1986-87.

No obstante, la clase de edad-sexo influyó menos que la estación del año en la variación de la dieta del gamo (Fig 3). Los patrones estacionales de la riqueza, la diversidad y la equirrepartición de especies vegetales fueron básicamente similares en las tres clases de individuos, con valores mínimos en invierno, y máximos en el otoño y la primavera o el verano (Fig. 4). A pesar de ello, se encontraron algunas diferencias entre las dietas estacionales de machos, hembras y crías, que se comentan a continuación.

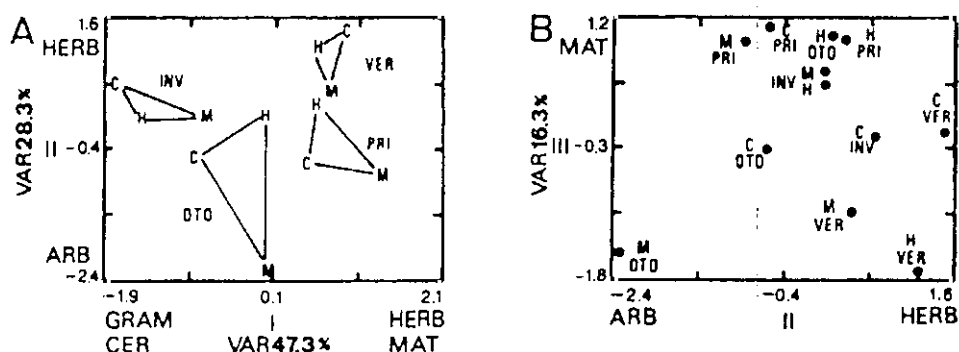


Figura 3. Influencia de la estación y de las clases de edad-sexo en la dieta del gamo en Quintos de Mora, 1986-87. Ordenación de los doce casos mediante un ACP, según el consumo realizado de los cinco grupos vegetales. Se indican las variables con $p < 0,05$ en tres factores del ACP y la varianza explicada por cada factor.

La similitud entre la dieta de machos y hembras fue mínima en otoño (Fig. 4). Los machos realizaron en esa estación mayor uso de los árboles y arbustos que las hembras y las crías (Fig. 3 A y B). Por su parte, las hembras hicieron un consumo dominante de *Q. rotundifolia* entre la fracción de ARB, lo que indujo el descenso del valor de equirrepartición, completando su dieta con matas y plantas herbáceas. El consumo de ARB y HERB por parte de las crías tuvo proporciones intermedias entre machos y hembras, e incidieron más en las gramíneas (Fig. 3B y 5).

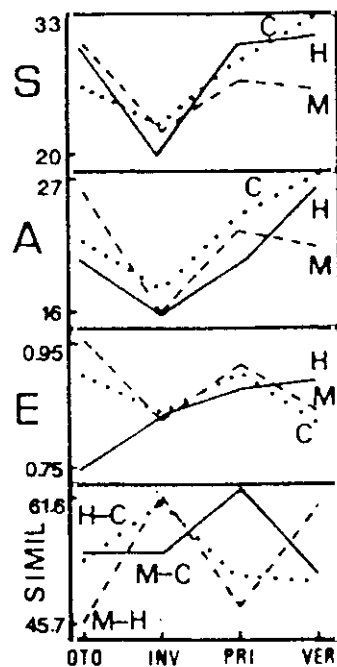


Figura 4. Variación estacional de la riqueza de especies (S), amplitud de nicho trófico (A), y equirrepartición (E) de las plantas con participación mayor del 1% en la dieta de los machos (M), las hembras (H) y las crías (C) de gamo, en Quintos de Mora, 1986-87. También, similitud entre dietas por sexo y edad.

La amplitud de dieta fue mínima en invierno (Fig. 4), época en que además las dietas de machos, hembras y crías fueron más similares. Disminuyó el consumo de ARB, sobre todo en los machos, incrementando el de GRAM y el de cereal en las tres clases de edad-sexo (Fig. 3A). En los machos aumentó además el consumo de HERB, superando al efectuado por las hembras (Fig. 5).

En primavera se produjo un incremento de la riqueza de especies consumidas, especialmente acusado en la fracción leñosa de la dieta de las crías y en el grupo HERB consumido por las hembras. La dieta de los machos en esta época destacó por su baja riqueza y frecuencia de restos de GRAM (Fig. 3A).

Por el contrario, durante el verano se observaron más restos de GRAM en la dieta de los machos que en las de las hembras y las crías (Fig. 5). Las hembras hicieron mayor uso de HERB, y las crías de este grupo y de MAT (Fig. 3B).

La tasa de consumo pasto/leñosas fue mayor en la dieta de las hembras y las crías que en la de los machos durante todo el año, observándose en los tres grupos dos máximos, en invierno y verano, y dos mínimos, en otoño y primavera (Fig. 5); el máximo de invierno y el mínimo de primavera se acusaron especialmente en las crías.

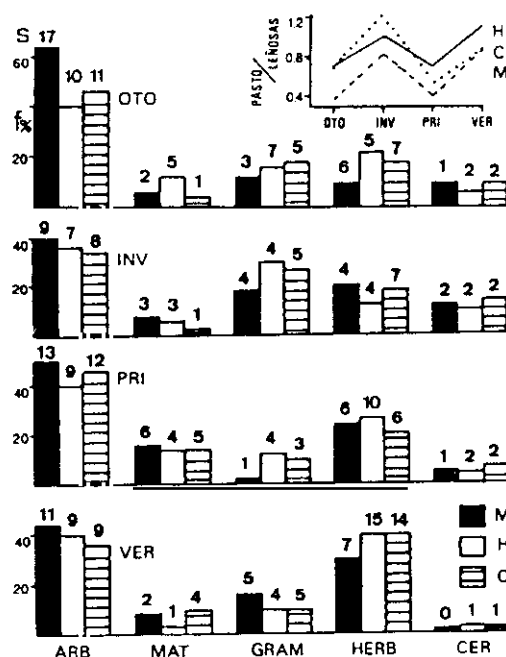


Figura 5. Variación estacional de la frecuencia (f%) y riqueza (S, para f > 1.0%) de plantas por grupos vegetales, en la dieta de los machos (M), las hembras (H) y las crías (C) de gamo, en Quintos de Mora, 1986-87. Arriba, derecha: variación estacional de la tasa pasto/leñosas, por sexo y edad.

5.3.3. Composición específica de la dieta

Las especies más frecuentes en la dieta anual y estacional del gamo se muestran en el apéndice. *C. ladanifer*, *L. uliginosus* y *Fraxinus angustifolia* fueron las especies más consumidas durante la primavera y el verano, mientras que *Pinus* spp., *A. pourretii*, *Hordeum vulgare* y *Asphodelus albus* lo fueron en invierno y otoño.

El análisis de correspondencias ordenó las especies vegetales en relación con su frecuencia de consumo estacional y por clases de edad-sexo (Fig. 6). El primer factor (26,11% de la

varianza explicada) representó un gradiente de consumo estacional en cuyos extremos aparecen las especies de consumo exclusivo en primavera-verano vs invierno y las dietas correspondientes. La mayor parte de ellas se encontraban con porcentajes inferiores al 2% en las dietas. El segundo factor diferenció las plantas herbáceas de las leñosas, así como las dietas con predominio de unas u otras. El grueso de las plantas fue consumido durante varias estaciones y por las tres clases de individuos, en distintas proporciones (grupo central de especies), sin embargo, algunos alimentos (en situación periférica) pudieron ser básicamente responsables de los bajos o altos valores de similitud entre algunas dietas (se indican con flechas en la Fig. 6). Así, destaca el uso común de *Cytisus striatus* por los machos en otoño y las crías en primavera. El consumo de esta especie, junto con *Crataegus monogyna* y *Juniperus oxycedrus* distancia las dietas de machos y hembras en otoño. Además, *Dianthus lusitanicus*, *J. oxycedrus* y *C. striatus* se encuentran en las dietas de los machos en otoño e invierno, y *Trifolium striatum* en las de los machos en invierno y las crías en primavera. Por último, *Juncus bufonius* fue consumida sólo por las crías en otoño e invierno en un porcentaje superior al 1%.

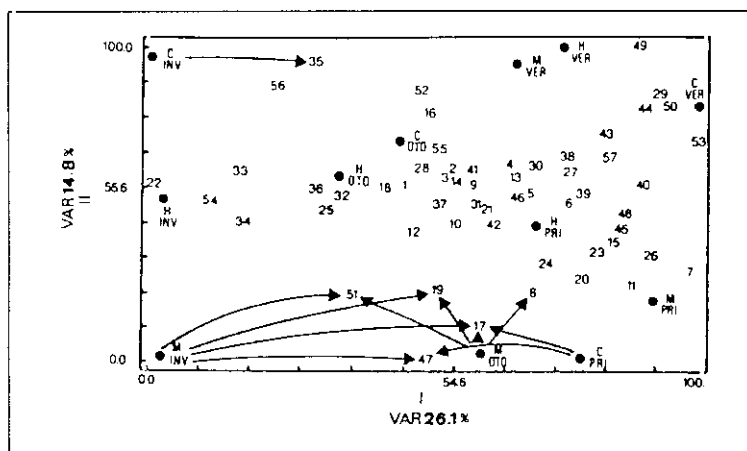


Figura 6. Resultados del análisis de correspondencias entre las dietas de machos (M), hembras (H) y crías (C) de gamo por estaciones y las especies de plantas consumidas en Quintos de Mora, 1986-87. Se indica la varianza explicada por cada factor, y la situación de las plantas consumidas y de las 12 dietas en el plano factorial. Los nombres de las especies aparecen en el apéndice. Se indican con flechas las especies con fuerte influencia en los valores altos o bajos de similitud entre algunas dietas.

5.4. Discusión

El análisis de la dieta del gamo en Quintos de Mora mostró un uso alimentario del estrato herbáceo inferior al observado por otros autores en Doñana (Palacios *et al* 1984 y Venero 1984), Cazorla (Rodríguez Berrocal y Molera Aparicio 1985) y Gran Bretaña (Chapman y Chapman 1975), que podría deberse, al menos en parte, al material utilizado. A este respecto, Venero (1984) encontró una mayor presencia de herbáceas en muestras de rúmenes de gamo y de ciervo que en muestras de excrementos. El resto de los estudios citados se basó en el análisis de rúmenes. Sin embargo, Nugent (1990) encontró una preponderancia del material leñoso en los rúmenes de gamo en tres hábitats forestales distintos de Nueva Zelanda, sugiriendo que el hábitat y otros factores también pueden influir en los resultados obtenidos en este tipo de estudios. A pesar de ello, el gamo realizó en Quintos de Mora un consumo anual de las plantas leñosas inferior al observado para el ciervo en el mismo territorio (Alvarez y Ramos 1991; 53% de leñosas y 40% de pasto para el gamo y 69% y 27% respectivamente para el ciervo, excluyendo el consumo de cereal). Este resultado es consistente con la ordenación trófica propuesta por Kay (1982) para gamo, ciervo y corzo, en relación con sus respectivas anatomías digestivas.

La estación y, en menor grado, el sexo y la edad, se asociaron a una variación en la dieta del gamo, tal y como se ha observado en otras poblaciones de esta especie (Nugent, 1990). Esta variabilidad podría interpretarse quizás como un ajuste de la selección de forraje a los cambios de calidad y disponibilidad del mismo (véase Miller y Gaud 1989). Durante el invierno y el verano se acentuó el consumo de pasto, causado, en concreto, por una ingestión muy importante de gramíneas en invierno y de hierbas en verano (véase Chapman y Chapman 1975, para resultados similares). Estas diferencias estacionales podrían quizás relacionarse con una disponibilidad diferencial de estos alimentos, pero también podrían ser, en el caso de las gramíneas, una forma de facilitar la digestibilidad de los brotes leñosos muy lignificados (Kay y Staines 1981 y Wallmo *et al.* 1977), si bien se ha observado en el gamo una alta capacidad digestiva de la fibra (Van Soest 1965).

Se observaron también algunas diferencias destacables entre las dietas de los machos, hembras y crías. El balance anual entre plantas leñosas y herbáceas fue prácticamente equilibrado en las dietas de las hembras y las crías, mientras que en los machos el consumo de leñosas resultó ser notablemente superior. Por estaciones, la tasa de consumo pasto/leñosas fue superior a 1 en las dietas invernales y estivales de las hembras y las crías, y fue mínima en la dieta otoñal de los machos.

La dieta otoñal de los machos se caracterizó por una riqueza de especies y equirrepartición máximas, presentando la menor similitud estimada con el resto de las dietas, y especialmente con la de las hembras. Sus valores superaron a los valores observados en la primavera, cuando la mayor disponibilidad en cantidad y calidad de recursos tróficos debían de permitir una segregación de estrategias alimentarias acorde con los requerimientos fisiológicos de cada clase de edad-sexo. Ello sugiere un reparto de los recursos tróficos en respuesta a las altas exigencias energéticas de los machos durante la época del celo (Mitchel *et al.* 1976). Los machos de ciervo tuvieron también en Quintos de Mora una dieta especialmente energética y nutritiva (Alvarez y Ramos 1991), pero con una amplitud trófica mínima. El aumento de diversidad en el caso del gamo podría deberse, de acuerdo con la teoría del óptimo alimentario, a la necesidad de ampliar su espectro trófico incluyendo alimentos de baja calidad (Pyke *et al.* 1977, Skogland 1984). En este sentido, el hábitat del gamo ofrece una baja disponibilidad de leñosas con frutos (mucho menor que en los terrenos de monte denso de las sierras por donde también campea el ciervo) y, en general, las plantas presentan una elevada lignificación desde el verano hasta mediados de otoño (Rodríguez Berrocal 1979). Aún así, los machos de gamo consumieron de forma casi exclusiva algunas plantas con fruto (*J. oxycedrus* y *C. monogyna*) o especialmente nutritivas como (*C. striatus*). *J. oxycedrus* sólo se encontró en la dieta otoñal de los machos, con una frecuencia superior al 1%, y no se encontró en la de las hembras y las crías en todo el año. *C. striatus* sólo fue consumida por los machos durante todo el año y por las crías en primavera. El consumo de estas dos especies, de localización restringida a un terreno montano de solana en el borde del área del gamo, pudo estar asociado también a una mayor amplitud de hábitat relacionada con el comportamiento de celo.

Por el contrario, la similitud de dietas en el gamo fue mayor en el invierno, cuando la amplitud trófica en las tres clases de individuos fue mínima. Ello pudo deberse a un uso común del estrato herbáceo por las distintas clases de edad-sexo esta especie, disponible como consecuencia del crecimiento vegetal propiciado por las lluvias de mediados y finales de otoño. En esta época la abundancia de pasto era mucho mayor en los terrenos de pastoreo del gamo, donde éste debía de obtener ventajas de uso con respecto al ciervo. Precisamente en esta época las hembras y crías de ciervo hicieron un consumo importante de *C. striatus* (Alvarez 1990, Alvarez y Ramos 1991).

Resulta significativo que las poblaciones de ungulados de Quintos de Mora compensen el decremento acelerado de la biomasa de pasto en el invierno con un incremento paralelo en el consumo de cereal, un alimento que bajo condiciones favorables de abundancia es seleccionado negativamente frente al estrato herbáceo natural (Alvarez 1990). En este sentido, el análisis de las estrategias alimentarias del ciervo en Quintos de Mora sugirió la existencia de un déficit de recursos para satisfacer los requerimientos alimentarios invernales y estivales de las superpoblaciones de ungulados en este área de estudio (Alvarez 1990, Alvarez y Ramos 1991). Cabe destacar, a este respecto, la importancia del consumo de acículas de pino por el gamo, principalmente en invierno, escasísimo en el ciervo. Precisamente para el ciervo, los resultados parecían indicar un rechazo de este alimento. El consumo de acículas de pino, junto con el de cebada, podría deberse a la necesidad de incrementar la ingesta de relleno para mantener la microflora del rumen en condiciones de penuria (Kay y Staines 1981).

Nugent (1990) registró una regeneración mínima de algunas especies vegetales que no siendo abundantes en su área de estudio constituían, sin embargo, el principal alimento del gamo. Dada la elevada densidad de cérvidos en Quintos de Mora (Alvarez 1988) y los indicios de déficit alimentario observados en el ciervo y el gamo, parece probable la existencia de daños a la vegetación como los aludidos anteriormente. Este podría ser el caso de *F. angustifolius*, por ejemplo, de localización muy restringida en el área de campeo del gamo, pero con una frecuencia de aparición muy importante en la dieta de esta especie durante todo el año.

Bibliografía

- ALVAREZ, G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, 2: 233-249.
- ALVAREZ, G. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecología*, 4: 159-169.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 18: 63-99.
- ANTHONY, R. G. y SMITH, N. S. 1974. Comparison of rumen and fecal analysis to describe deer diets. *J. Wildlife Manage.*, 38: 535-540.
- BIRD, W. y UPHAM, L. 1980. Barbary sheep and mule deer food habits of Largo Canyon, New Mexico. *Proceedings of the Symposium on Ecology and Management of Barbary Sheep*: 92-96. Dpto. of Range & Wildlife Management. Texas Tech. University. Lubbock.
- BRAZA, F. y ALVAREZ, F. 1987. Habitat use by red deer and fallow deer in Doñana National Park. *Misc. Zool.*, 11: 363-367.
- CHAPMAN, D. y CHAPMAN, N. 1975. *Fallow Deer*. Terence Dalton Limited of Lavenham Suffolk.
- CHAPUIS, J. L. 1980. Methodes d'etude du regime alimentaire du lapin de Garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) par l'analyse micrographique des feces. *Rev. Ecol (Terre Vie)*, 34:158-198.
- DEARDEN, B.L., PEGAU, R. S. y HANSEN, R. M. 1975. Precision of microhistological estimates of ruminant food habits. *J. Wildlife Manage.*, 39: 402-407.
- GÓMEZ MANZANEQUE, F. 1988. La cubierta vegetal de los Montes de Mora (Los Yébenes, Toledo). *Ecología*, 2: 111-130.
- KAY, R. N. B. 1982. The comparative anatomy and physiology of digestion in tragulids and cervids and its relation to food intake. Pp. 214-222, en: Wemmer, C. M. (ed.). *Biology and Management of the Cervidae*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- KAY, R. N. B. y STAINES, B. W. 1981. The nutrition of the red deer (*Cervus elaphus*). *Commonwealth Bureau of Nutrition and Reviews - Series B*, 51: 601-622.

- LUDWIG, J. A. y REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical Ecology. A primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons. New York.
- MCNAUGHTON, S. J. y WOLF, L. L. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167: 131-139.
- MAIZERET, C., BOUTIN, J. M. y SEMPERE, A. 1986. Intérêt de la méthode micrographique d'analyse des fèces pour l'étude du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage*, 3: 159-183.
- MARTÍNEZ, T. 1988. Utilisation de l'analyse micrographique des fèces pour l'étude du régime alimentaire du bouquetin de la Sierra Nevada (Espagne). *Mammalia*, 52: 465-473.
- MARTÍNEZ, T., MARTÍNEZ, E. y FANDOS, P. 1985. Composition of the food of the spanish wild goat in Sierras de Cazorla y Segura, Spain. *Acta Theriol.*, 30: 461-494.
- MILLER, G. D. y GAUD, W. S. 1989. Composition and variability of desert bighorn sheep diets. *J. Wildlife Manage.*, 53: 597-606.
- MITCHELL, B., MCCOWAN, D. y NICHOLSON, I. A. 1976. Annual cycles of body weight and condition in scottish red deer, *Cervus elaphus*. *J. Zool.*, 180: 107-127.
- NUGENT, G. 1990. Forage availability and the diet of fallow deer (*Dama dama*) in the Blue Mountains, Otago. *New Zeal. J. Ecol.*, 13: 83-95.
- OOSTING, H. J. 1956. *The Study of Plant Communities*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, California.
- PALACIOS, F., MARTÍNEZ, T. y GARZÓN, P. 1984. Datos sobre la ecología alimentaria del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*, Hilzheimer, 1909) y el gamo (*Dama dama*, Linne, 1758) durante otoño e invierno en el Parque Nacional de Doñana. Pp: 444-453, en: *Actas II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*, Cáceres, 1980.
- PIELOU, E. C. 1984. *The interpretation of ecological data. A Premier on Classification and Ordination*. John Wiley & Sons. New York.
- PYKE, G. H., PULLIAM, H. R. y CHARNOV, E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. I. Estudio de la dieta del ciervo. *Arch. Zootéc.*, 27: 73-82.

- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1979. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. III. Digestibilidad: evolución energético-nutritiva. *Arch. Zootéc.*, 28: 9-20.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. y MOLERA APARICIO, M. 1985. Aprovechamiento de recursos alimenticios naturales: I. Contribución al estudio de la dieta del gamo (*Dama dama*) y del muflón (*Ovis ammon musimum*) en el área ecológica de la Sierra de Cazorla. *Arch. Zootéc.*, 34: 3-25.
- ROMINGER, E. M., DALE, A. R. y BAILEY, J. A. 1988. Shrubs in the summer diet of Rocky Mountain bighorn sheep. *J. Wildlife Manage.*, 52: 47-50.
- SKOGLAND, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarctic Ecology*, 7: 345-379.
- SPARKS, B. R. y MALECHEK, J. C. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *J. Range Manage.*, 21: 264-265.
- VAN SOEST, P. J. 1965. Symposium on factors influencing the voluntary intake of herbage by ruminants: voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. *J. Anim. Sci.*, 24: 834-843.
- VAVRA, M., RICE, R. W. y HANSEN, R. M. 1978. A comparison of esophageal fistula and fecal material to determine steer diets. *J. Range Manage.*, 31: 11-220.
- VENERO, J. L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana-España. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 1-130.
- WALLMO, O. C., CARPENTER, L. H., REGELIN, W. L., GILL, R. B. y BAKER, D. L. 1977. Evaluation of deer habitat on a nutritional basis. *J. Range Manage.*, 30: 122-127.

Apéndice. Frecuencia relativa (f%) de las especies y grupos de plantas encontradas en las muestras estacionales del gamo en Quintos de Mora, 1986-87. Los números corresponden a las especies de plantas ordenadas en el análisis de correspondencias.

TAXONES DE PLANTAS	OTO	INV	VER	PRI	ANUAL
Arboles y arbustos					
1 <i>Quercus coccifera</i>	1,52	1,83	0,94	0,63	1,22
2 <i>Quercus rotundifolia</i>	8,83	5,75	4,96	7,08	6,66
3 <i>Quercus faginea</i>	1,54	1,30	0,98	1,48	1,33
<i>Quercus pyrenaica</i>	0,02	0,00	0,07	0,11	0,05
4 <i>Phillyrea angustifolia</i>	2,67	0,80	1,49	2,46	1,87
5 <i>Fraxinus angustifolia</i>	2,87	1,18	3,87	5,25	3,32
6 <i>Cistus ladanifer</i>	3,13	1,18	7,20	6,75	4,62
<i>Cistus populifolius</i>	0,00	0,00	0,00	0,09	0,02
7 <i>Cistus albidus</i>	0,00	0,00	1,11	0,00	0,28
8 <i>Crataegus monogyna</i>	1,50	0,13	0,82	0,02	0,62
9 <i>Rubus ulmifolius</i>	3,09	1,30	2,27	1,32	2,00
<i>Malus sylvestris</i>	0,35	0,00	0,00	0,00	0,09
<i>Prunus cerasifera</i>	0,37	0,00	0,00	0,00	0,09
10 <i>Arbutus unedo</i>	5,02	2,94	5,62	0,85	3,61
<i>Erica lusitanica</i>	0,00	0,00	0,00	0,58	0,15
11 <i>Erica australis</i>	1,41	0,00	3,11	0,31	1,22
12 <i>Erica scoparia</i>	1,35	0,32	0,27	0,00	0,48
13 <i>Rhamnus alaternus</i>	0,19	0,50	0,78	1,59	0,77
14 <i>Rosmarinus officinalis</i>	6,02	2,50	2,62	3,71	3,72
15 <i>Adenocarpus telonensis</i>	0,57	0,00	2,04	0,45	0,78
16 <i>Coronilla juncea</i>	1,43	1,15	0,00	2,23	1,20
17 <i>Cytisus striatus</i>	1,74	1,47	1,76	0,11	1,27
18 <i>Pinus</i> spp.	2,87	11,58	3,14	3,51	5,21
19 <i>Juniperus oxycedrus</i>	0,98	0,11	0,00	0,13	0,30
Matas					
<i>Calluna vulgaris</i>	0,00	0,00	0,27	0,00	0,07
<i>Genista tinctoria</i>	0,00	0,00	0,58	0,00	0,15
20 <i>Genista tournefortii</i>	0,72	0,00	0,60	0,07	0,35
21 <i>Genista hirsuta</i>	2,74	1,83	5,43	2,05	3,03
22 <i>Genista florida</i>	0,50	2,12	0,00	0,00	0,64
23 <i>Lavandula stoechas</i>	1,30	0,00	1,40	0,67	0,85
24 <i>Thymus mastichina</i>	0,43	0,00	0,73	0,00	0,29
25 <i>Ruscus aculeatus</i>	0,37	1,22	0,16	0,25	0,49
<i>Halimium ocymoides</i>	0,28	0,00	0,73	0,00	0,25
<i>Halimium umbellatum</i>	0,00	0,00	0,15	0,00	0,04
<i>Jasminum fruticans</i>	0,00	0,00	0,00	0,40	0,10
26 <i>Daphne gnidium</i>	0,07	0,00	2,04	0,16	0,58
27 <i>Stachelina dubia</i>	0,50	0,00	1,65	1,72	0,98
<i>Phlomis lychnitis</i>	0,06	0,00	0,09	0,85	0,25
<i>Globularia alypum</i>	0,00	0,00	0,00	0,25	0,06
Gramineas-juncaceas					
Gramineas spp.	1,06	1,18	0,51	2,03	1,20
28 <i>Poa bulbosa</i>	3,43	3,99	1,94	1,41	2,67

TAXONES DE PLANTAS	OTO	INV	VER	PRI	ANUAL
29 <i>Briza maxima</i>	0,00	0,00	0,22	1,94	0,55
<i>Triticum compactum</i>	0,00	0,21	0,00	0,83	0,26
<i>Cynodon dactylon</i>	0,07	0,00	0,00	0,62	0,18
<i>Aira cupaniana</i>	0,13	0,25	0,22	0,24	0,21
30 <i>Polypogon maritimus</i>	1,69	0,11	1,16	1,16	1,04
31 <i>Holcus mollis</i>	1,83	0,63	0,71	1,09	1,07
<i>Avena fatua</i>	0,46	0,27	0,51	0,18	0,36
<i>Micropyrum tenellum</i>	0,00	0,15	0,18	0,42	0,19
<i>Brachipodium phoenicoides</i>	0,26	0,32	0,00	0,00	0,14
<i>Agrostis castellana</i>	0,02	0,29	0,35	0,00	0,16
32 <i>Agrostis pourretii</i>	4,48	7,99	2,13	1,43	3,95
<i>Bromus rubens</i>	0,00	1,93	0,00	0,00	0,47
33 <i>Molinia caerulea</i>	0,46	4,41	0,27	0,69	1,43
<i>Cynosurus echinatus</i>	0,00	0,44	0,00	0,00	0,11
34 <i>Melica ciliata</i>	0,76	0,80	0,00	0,00	0,38
35 <i>Juncus bufonius</i>	0,39	0,48	0,00	0,13	0,24
36 <i>Hordeum vulgare</i>	2,56	8,37	1,29	0,51	3,12
37 <i>Avena sativa</i>	4,72	3,76	4,27	1,65	3,59
Hierbas					
<i>Hypericum perforatum</i>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,02
38 <i>Filipendula vulgaris</i>	0,24	0,52	1,44	2,28	1,13
<i>Rumex acetosella</i>	0,17	0,00	0,00	0,00	0,04
<i>Geum sylvaticum</i>	0,20	0,00	0,49	0,00	0,18
39 <i>Plantago lagopus</i>	0,52	0,00	0,82	0,78	0,54
<i>Calendula arvensis</i>	0,00	0,00	0,20	1,27	0,37
40 <i>Carlina corymbosa</i>	0,00	0,00	1,24	0,43	0,42
<i>Lactuca tenerrima</i>	0,00	0,00	0,45	0,00	0,12
<i>Hieracium pilosella</i>	0,15	0,00	0,44	0,00	0,15
41 <i>Papaver roheas</i>	2,35	0,44	0,42	0,62	0,96
42 <i>Paronychia argentea</i>	0,09	0,31	0,60	0,34	0,34
<i>Herniaria glabra</i>	0,00	0,21	0,00	0,00	0,05
43 <i>Lotus uliginosus</i>	1,87	0,00	1,87	6,75	2,66
<i>Lotus angustissimus</i>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,02
44 <i>Clinopodium vulgare</i>	0,33	0,00	1,31	4,71	1,62
<i>Picris comosa</i>	0,00	0,00	0,13	0,00	0,03
<i>Bryonia cretica</i>	0,00	0,00	0,07	0,00	0,02
<i>Tuberaria guttata</i>	0,00	0,00	0,09	0,49	0,15
<i>Senecio jacobea</i>	0,00	0,00	0,00	0,53	0,13
<i>Inula salicina</i>	0,15	0,00	0,00	0,00	0,04
<i>Crupinia vulgaris</i>	0,00	0,00	0,09	0,00	0,02
45 <i>Andryala integrifolia</i>	0,43	0,00	1,05	0,51	0,50
46 <i>Trifolium pratense</i>	3,26	0,00	2,53	0,98	1,70
47 <i>Trifolium striatum</i>	0,00	0,59	1,25	0,00	0,46
48 <i>Trifolium angustifolium</i>	0,00	0,23	4,72	1,23	1,57
<i>Trifolium spp.</i>	0,00	0,63	0,00	0,00	0,15
49 <i>Vicia sativa</i>	0,00	0,00	0,00	1,58	0,40
<i>Carthamus lanatus</i>	0,09	0,00	0,00	0,00	0,02
<i>Erodium cicutarium</i>	0,00	0,00	0,00	0,31	0,08
50 <i>Centaurea ornata</i>	0,00	0,00	0,45	1,21	0,42
51 <i>Dianthus lusitanicus</i>	0,52	1,61	0,00	0,16	0,56
52 <i>Dianthus scaber</i>	0,09	0,55	0,13	0,58	0,34

TAXONES DE PLANTAS	OTO	INV	VER	PRI	ANUAL
<i>Geranium molle</i>	0,00	0,00	0,40	0,07	0,12
53 <i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	0,00	0,00	0,94	1,58	0,64
54 <i>Asphodelus albus</i>	0,87	6,69	0,02	0,43	1,95
<i>Asphodelus aestivus</i>	0,20	0,63	0,00	0,00	0,20
<i>Muscari comosum</i>	0,13	0,00	0,00	0,00	0,03
<i>Asparagus acutifolius</i>	0,24	0,52	0,00	0,00	0,18
55 <i>Allium sphaerocephalon</i>	1,59	2,08	0,84	2,48	1,75
56 <i>Allium paniculatum</i>	0,57	0,67	0,00	0,18	0,35
57 <i>Merendera pyrenaica</i>	1,81	0,00	1,14	3,51	1,64
<i>Urginea maritima</i>	0,00	0,00	0,00	1,10	0,28
<i>Iris xiphium</i>	0,00	0,00	0,00	0,78	0,20
<i>Ranunculus flammula</i>	0,00	0,36	0,00	0,00	0,09
<i>Pteridium aquilinum</i>	0,80	0,25	0,00	0,18	0,30
Indeterminadas	6,57	8,71	6,23	5,52	6,74

CAPÍTULO 6

DIETA DEL CORZO

[Georgina ALVAREZ y J. RAMOS. 1992. Dieta del corzo (*Capreolus capreolus*) en una localidad mediterránea (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 19: 107-114].

Resumen

En este trabajo se analiza la alimentación del corzo (*Capreolus capreolus*) y su variación estacional en una localidad montana mesomediterránea (Quintos de Mora, Montes de Toledo) a partir del análisis de sus excrementos. La fracción leñosa constituyó el 73% de la dieta anual, con un predominio de *Quercus rotundifolia* y *Arbutus unedo*. El consumo de hierbas dicotiledóneas fue superior al de gramíneas, excepto en otoño y en invierno. En otoño destacó el consumo de hojas de *Quercus pyrenaica* y *Rubus ulmifolius*. En primavera los corzos incrementaron el consumo de herbáceas y caméfitos. La amplitud de nicho trófico tuvo su valor más bajo en invierno. En esta estación incrementó la ingesta de árboles y arbustos, que se acompañó de un escaso consumo de cereal. En conjunto, se aprecian unos hábitos ramoneadores selectivos, ligados a un hábitat trófico limitado a los barrancos húmedos ocupados por la especie.

6.1. Introducción

Numerosos estudios sobre la dieta del corzo (*Capreolus capreolus*) en las regiones templadas y boreales de Europa han confirmado el carácter ramoneador de esta especie y sus hábitos altamente selectivos en ambientes estacionales (Henry 1978, Gebczynska 1980, Jackson 1980, Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Fandos *et al.* 1987). Sin embargo, la paulatina transformación del bosque caducifolio por el uso agrario parece haber favorecido un incremento en la versatilidad de su dieta y en la ocupación del hábitat (véase p.ej., Holisova *et al.* 1982, Putman 1986).

En España, la especie tiene una distribución restringida a las áreas montanas (Máñez *et al.* 1983), relacionada por Sáez-Royuela y Tellería (1991) con una mayor precipitación anual, que crea condiciones microclimáticas adecuadas en entornos mediterráneos.

En este trabajo estudiamos la alimentación del corzo en una localidad del centro de España (Quintos de Mora, Montes de Toledo), en un ambiente típicamente mediterráneo, donde la especie restringe su presencia al entorno de los barrancos de las sierras. Sus objetivos son: 1) determinar la dieta anual y la tendencia de sus variaciones estacionales, y 2) comprobar si la dieta se ajusta a los patrones descritos para otras áreas boscosas del mediterráneo y latitudes septentrionales.

6.2. Material y métodos

El estudio se realizó en un área montana mesomediterránea de 4.326 ha de extensión, en la localidad de Quintos de Mora (Los Yébenes, Montes de Toledo), entre septiembre de 1986 y agosto de 1987. Para una descripción detallada del área de estudio ver Gómez Manzaneque (1988) y Alvarez y Ramos (1991a).

Se recolectaron excrementos frescos de 25 individuos en fechas y hábitats distintos, correspondiendo 6 al otoño, 8 al invierno, 9 a la primavera y 2 al verano. El material de

estas 4 muestras estacionales fue disgregado, homogeneizado y tratado de acuerdo con Martínez (1988) en el desarrollo de la técnica microhistológica (Sparks y Malechek 1968, Chapuis 1980). En total se contaron alrededor de 600 restos epidérmicos en tres preparaciones histológicas por cada muestra, obteniéndose una media de la frecuencia estacional de cada taxón o grupo vegetal.

Siguiendo a Dzieciolowski (1970), Bird y Upham (1980) y Martínez (1988), los restos analizados se clasificaron en cinco grandes grupos vegetales: árboles y arbustos (ARB), matas (de altura inferior a 1m, MAT), juncos y gramíneas (GRAM), el resto de las herbáceas más los helechos (HERB) y el cereal (CER).

Para caracterizar la dieta anual se calculó la frecuencia relativa de cada especie o taxón sobre el total de restos. Además, se utilizaron el índice de amplitud de nicho trófico ($A = eH'$, siendo H' el índice de Shannon-Weaver; Ludwig y Reynolds 1988) y el número de especies (S) por grupo vegetal, considerando sólo las especies de frecuencia superior al 1%, con objeto de identificar tendencias estacionales.

6.3. Resultados y discusión

6.3.1. Dieta anual y comparación con otras áreas

Se identificaron 48 especies vegetales en los excrementos de corzo recogidos en el área de estudio (véase Tabla 1). De éstas, 22 se encontraron con una frecuencia superior al 1%, representando el 88% de la dieta total.

Taxones de plantas N	Otoño 6	Invierno 8	Primavera 9	Verano 2	Anual 25
Arboles y arbustos					
<i>Quercus coccifera</i>	4,29	2,16	0,00	0,00	1,62
<i>Quercus rotundifolia</i>	1,98	6,66	12,35	27,81	12,20
<i>Quercus faginea</i>	0,00	15,64	0,00	2,90	4,64
<i>Quercus pyrenaica</i>	20,13	0,00	0,00	0,00	5,08
<i>Phillyrea angustifolia</i>	3,30	3,33	5,41	0,00	3,00
<i>Fraxinus angustifolia</i>	0,00	3,33	10,66	2,57	4,10
<i>Cistus ladanifer</i>	4,95	3,49	4,91	0,00	3,33
<i>Crataegus monogyna</i>	6,77	5,16	0,00	0,17	1,00
<i>Rubus ulmifolius</i>	7,43	0,00	0,17	0,00	1,92
<i>Arbutus unedo</i>	6,44	10,32	13,71	11,42	10,45
<i>Erica lusitanica</i>	2,31	0,00	0,00	0,00	0,58
<i>Erica australis</i>	5,12	3,16	8,29	9,02	6,39
<i>Erica scoparia</i>	0,00	0,00	1,18	0,00	0,29
<i>Erica arborea</i>	0,00	0,00	0,00	1,24	0,31
<i>Rosmarinus officinalis</i>	0,00	8,32	4,57	0,00	3,21
<i>Coronilla juncea</i>	0,00	0,00	0,00	0,25	0,06
<i>Cytisus striatus</i>	2,48	20,3	4,91	0,66	7,08
<i>Juniperus oxycedrus</i>	0,00	0,00	0,00	4,55	1,14
Matas					
<i>Genista tournefortii</i>	0,00	0,00	0,00	1,90	0,48
<i>Genista hirsuta</i>	0,00	0,00	7,61	7,37	3,73
<i>Thymus mastichina</i>	0,00	0,00	0,34	0,00	0,08
<i>Mentha cervina</i>	0,00	0,00	0,00	0,17	0,04
<i>Halimium ocymoides</i>	0,00	0,00	0,00	0,50	0,12
<i>Daphne gnidium</i>	0,00	0,00	0,34	2,24	0,65
<i>Stachys dubia</i>	0,00	0,00	3,55	0,00	0,87
Gramíneas					
Gramíneas no id.	0,00	3,83	0,00	0,00	0,96
<i>Poa bulbosa</i>	0,00	0,00	1,02	0,00	0,25
<i>Briza maxima</i>	0,00	0,00	0,00	2,32	0,58
<i>Stipa gigantea</i>	0,00	0,00	0,00	1,57	0,40
<i>Avena fatua</i>	4,95	0,00	1,86	3,81	2,66
<i>Agrostis pourretii</i>	6,77	0,00	1,02	0,00	1,96
<i>Bromus rubens</i>	1,98	0,00	0,00	0,00	0,50
<i>Hordeum vulgare</i>	0,00	2,33	0,00	0,00	0,58
Hierbas					
<i>Filipendula vulgaris</i>	0,00	0,00	4,57	0,00	1,12
<i>Rumex acetosella</i>	0,00	0,67	0,00	0,00	0,17
<i>Geum sylvaticum</i>	0,50	0,00	0,00	3,31	0,96
<i>Scrophularia canina</i>	0,00	0,00	0,00	0,58	0,15
<i>Agrimonia eupatoria</i>	4,29	0,00	0,00	0,00	1,08
<i>Calendula arvensis</i>	0,00	0,00	0,00	2,57	0,65
<i>Carlina corymbosa</i>	0,00	0,67	0,68	0,00	0,33
<i>Paronychia argentea</i>	0,99	0,00	0,00	0,00	0,25
<i>Lotus angustissimus</i>	4,79	0,00	0,00	0,00	1,21
<i>Clinopodium vulgare</i>	0,00	0,00	0,00	0,75	0,19
<i>Senecio jacobea</i>	0,00	0,00	0,00	3,23	0,81
<i>Trifolium pratense</i>	0,00	0,67	4,23	0,00	1,21
<i>Trifolium angustifolium</i>	0,00	0,00	2,54	0,00	0,62
<i>Vicia villosa</i>	0,00	0,00	0,00	4,14	1,04
<i>Asphodelus albus</i>	0,00	0,00	2,54	0,33	0,71
<i>Pteridium aquilinum</i>	1,65	0,00	0,00	0,00	0,42
Indeterminadas	8,91	9,98	3,55	4,64	6,79

Tabla 1.- Frecuencia relativa (f%) de las especies y grupos de plantas encontradas en los excrementos de corzo en Quintos de Mora, 1986-87. N es el número de individuos.

El corzo se alimentó predominantemente de hojas y brotes de árboles y arbustos durante todo el año (73,4%). Las especies de este grupo más consumidas fueron *Quercus rotundifolia* y *Arbutus unedo*. Las matas constituyeron el alimento natural menos consumido (6,4%), basándose fundamentalmente en *Genista hirsuta*. El pasto representó el 20% de la dieta, con una participación mayor de HERB (11,7%) que de GRAM (7,8%), cuya composición fue además muy dominante, mientras que el cereal (sólo cebada) no alcanzó ni el 1% en la dieta anual.

Jackson (1980) observó que las comparaciones de dieta entre localidades distintas tenían un valor limitado, dada la variabilidad de la disponibilidad del alimento. A pesar de ello, los patrones alimentarios estacionales y anuales son semejantes entre regiones boscosas de distintas áreas biogeográficas, incluyendo la nuestra. Así, Henry (1978) encontró en los bosques de coníferas de Gran Bretaña un consumo del 64% de leñosas por los corzos. También Maizeret y Tran Manh Sung (1984) encontraron una dominancia de material leñoso en la dieta del corzo en las Landes de Gascogne, y Fandos *et al.* (1987) en distintas regiones españolas; así mismo, resultados similares fueron discutidos por Jackson (1980) en el resto de Europa. Gebczynska (1980) encontró sin embargo un consumo preferente del estrato herbáceo en el bosque de Bialowieza, que interpretó en función de la disponibilidad trófica, si bien hay información sobre una preponderancia invernal de las leñosas en el mismo área (Sablina 1970, en Gebczynska 1980).

Las acículas de *Pinus pinaster* no fueron consumidas por el corzo, a pesar de que estos pinares ocupan cerca del 15% de sus áreas de campeo. También en Quintos de Mora, el ciervo (*Cervus elaphus*) consumió poco las acículas de pino y el gamo (*Dama dama*) claramente más (0,62% y 5,21% en las respectivas dietas anuales), pero en ambos casos el consumo fue fundamentalmente invernal (Alvarez y Ramos 1991a y b), lo que sugirió que este alimento servía de complemento de la dieta en condiciones restrictivas del medio. Maizeret y Tran Manh Sung (1984) encontraron que el corzo consumía *P. pinaster* en relación con su disponibilidad y, por otra parte, que su composición presentaba numerosos compuestos terpénicos inhibidores de las bacterias del rumen. Este efecto inhibidor podría

explicar la baja apetencia del corzo por las acículas en presencia de otros recursos tróficos disponibles en los fondos de valle donde se acantonan en Quintos de Mora.

6.3.2. Variación estacional

Los patrones de variación estacional presentaron una tendencia similar a la observada en la dieta del ciervo en Quintos de Mora (Alvarez y Ramos, 1991a), mostrando una riqueza de especies (S) y amplitud de nicho trófico (A) mayores en primavera e inferiores en invierno (otoño: 17 y 13,59, respectivamente; invierno: 12 y 9,18, respectivamente; primavera: 18 y 14,18, respectivamente). Esta variación puede interpretarse como un ajuste a las fluctuaciones estacionales de disponibilidad trófica. La dieta del ciervo acusó a este respecto el efecto limitante de la baja disponibilidad de recursos durante el invierno, manifestándose en una mayor ingestión de alimentos de menor digestibilidad. Así, el consumo de hojas secas por el ciervo durante el invierno en Quintos de Mora fue interpretado como indicio de déficit alimentario, formando parte del material de relleno en la dieta de los machos que ocupaban territorios marginales. Coincidiendo con un comportamiento más selectivo por parte del corzo, las hojas de rebollo (*Quercus pyrenaica*) no fueron consumidas en el invierno, sino en el otoño, posiblemente nada más caer al suelo, antes de que terminaran de secarse. La escasa disponibilidad de rebollo en los territorios de estudio parece sugerir una fuerte selección de este alimento, en el momento en que lo encuentran disponible en el suelo. Por el contrario, las hojas de quejigo (*Quercus faginea*) fueron consumidas en invierno principalmente, suponiendo el segundo recurso más importante de esta época (Tabla 1), quizá debido a una caída tardía de sus hojas. El alimento más consumido en invierno fue la leguminosa *Cytisus striatus*, mucho menos ingerida en otras épocas, coincidiendo con unos requerimientos energéticos elevados durante el invierno (Ueckermann 1986). A ello se debería también el pequeño aporte de cebada, cereal sembrado como suplemento, y que seleccionan frente a la avena (Alvarez 1990).

El otoño se caracterizó por un importante consumo de ARB y el mayor volumen de pasto ingerido (28%), preferentemente GRAM. Destacó el consumo de *Rubus ulmifolius*,

Agrostis pourretti y *Lotus uliginosus* (casi exclusiva de esta época), y de las hojas de rebollo, que también se consumieron solo en otoño. Henry (1978), Papageorgiou (1981), Maizeret y Tran Manh Sung (1984) y Boisaubert *et al.* (1985), entre otros, han destacado el papel primordial de *Rubus* y *Rosa* en la dieta otoñal del corzo en los bosques caducifolios. *R. ulmifolius* y *Crataegus monogyna* fueron la segunda y tercera especies vegetales más consumidas en Quintos de Mora durante el otoño, coincidiendo con su fenología de fructificación (*Rubus* en agosto y *Crataegus* en septiembre en Sevilla, según Jordano 1988). Fandos *et al.* (1987) resaltaron la importancia de *R. ulmifolius* en España durante todo el año. El consumo de bellota, importante en los resultados de otros estudios (Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Fandos *et al.* 1987), no fue detectado por nosotros en el análisis de excrementos.

En la primavera-verano, aumentó el consumo de HERB, en relación con su disponibilidad (Alvarez 1990), en detrimento de ARB (66%), representados mayoritariamente por *Q. rotundifolia* y *A. unedo*. Quizás la inaccesibilidad del forraje verde del rebollo, por una estructura en dosel a bastante altura del suelo, fuera el motivo de su ausencia de las dietas de primavera y verano. Las distintas especies de *Quercus* ocupan los lugares preferentes de las dietas de los cérvidos en las regiones templadas (Gebczynska 1980, Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Maizeret *et al.* 1986, Fandos *et al.* 1987), principalmente en el verano en latitudes septentrionales (Jackson 1980). El aporte de MAT (13%) incrementó el consumo de leñosas (79%) por encima del de otoño, de manera que el cociente pasto/leñosas fue menor que en esta última estación (otoño: 0,40, pri-ver: 0,27). Puesto que la digestibilidad de todas las plantas es máxima a comienzos de la primavera (Rodríguez Berrocal 1979), el abundante consumo de leñosas en esta época resalta la condición ramoneadora de la especie. El escaso número de muestras obtenidas en verano no ofrece garantías de fiabilidad para hacer una valoración independiente.

La importante contribución del rebollo en la dieta otoñal del corzo, junto con las observaciones de uso del hábitat que registramos para ciervo, gamo y corzo en Quintos de Mora (Alvarez 1988), son consistentes con los resultados de Sáez-Royuela y Tellería (1991), que consideran la humedad de los barrancos y vaguadas como el factor

determinante de la selección del hábitat del corzo en comarcas montanas mediterráneas. La elevada densidad de ciervos en Quintos de Mora (34 ind/100 ha, en Alvarez 1988) podría, en todo caso, influir en una selección más intensa de estos hábitats con objeto de disminuir su potencial interacción con el ciervo.

Bibliografía

- ALVAREZ, G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, 2: 233-249.
- ALVAREZ, G. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecología*, 4: 159-169.
- ALVAREZ, G., MARTÍNEZ, T. y MARTÍNEZ, E. 1991. Winter diet of red deer stag (*Cervus elaphus* L.) and its relationship to morphology and habitat in Central Spain. *Folia Zool.*, 40: 117-130.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991a. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo. *Doñana, Acta Vert.*, 18: 63-99.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991b. Variación estacional de la dieta de machos, hembras y crías de gamo (*Dama dama*) en Quintos de Mora (Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 18: 217-236.
- BIRD, W. y UPHAM, L. 1980. Barbary sheep and mule deer food habits of Largo Canyon, New Mexico. *Proceedings of the Symposium on Ecology and Management of Barbary Sheep*: 92-96. Range & Wildlife Management. Texas Tech. University. Lubbock. Texas.
- BOISAUBERT, B., MAILLARD, D. y MAIRE, M. H. 1985. Etude du régime alimentaire du Chevreuil en forêt de Haye. *XVIIth Congress of the International Union of Game Biologist*: 17-21.
- CHAPUIS, J. L. 1980. Methodes d'etude du regime alimentaire du lapin de Garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) par l'analyse micrographique des feces. *Rev. Ecol (Terre Vie)*, 34: 158- 198.

- DZIECIOŁOWSKI, R. 1970. Variation in red deer (*Cervus elaphus* L.) food selection in relation to environment. *Ekologia Polska*, 18: 635-645.
- FANDOS, P., MARTÍNEZ, T. y PALACIOS, F. 1987. Estudio sobre la alimentación del corzo (*Capreolus capreolus* L., 1758) en España. *Ecología*, 1: 161-175.
- GEBCZYNSKA, Z. 1980. Food of the roe deer and red deer in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriol.*, 25: 487-500.
- GÓMEZ MANZANEQUE, F. 1988. La cubierta vegetal de los Montes de Mora (Los Yébenes, Toledo). *Ecología*, 2: 111-130.
- HENRY, B. A. M. 1978. Diet of roe deer in an english conifer forest. *J. Wildlife Manage.*, 42: 937-940.
- HOLISOVA, V., OBRTTEL, R. y KOZENA, I. 1982. The winter diet of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Southern Moravia agricultural landscape. *Folia Zool.*, 31: 209-225.
- JACKSON, J. 1980. The annual diet of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis. *J. Zool., Lond.*, 192: 71-83.
- JORDANO, P. 1988. Diet fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in mediterranean scrubland. *Ardea*, 76: 193-209.
- LUDWIG, J. A. y REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons. New York.
- MAIZERET, C. y TRAN MANH SUNG, D. 1984. Etude du régime alimentaire et recherche du déterminisme fonctionnel de la sélectivité chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) des landes de Gascogne. *Gibier Faune Sauvage*, 3: 63-103.
- MÁÑEZ, M., ESPINA, J. y BARREIRO, J. 1983. *Guía de la Caza Mayor*. Ministerio de Transportes, Turismo y Comunicaciones. Madrid.
- MARTÍNEZ, T. 1988. Utilisation de l'analyse micrographique des fèces pour l'étude du régime alimentaire du bouquetin de la Sierra Nevada (Espagne). *Mammalia*, 52: 465-473.
- PAPAGEORGIOU, N., NEOPHYTON, C., SPAIS, A. y VAVALEKAS, C. 1981. Food preferences and protein and energy requirements for maintenance of roe deer. *J. Wildlife Manage.*, 45: 728-737.
- PUTMAN, R. J. 1986. Foraging by roe deer in agricultural areas and impact on arable crops. *J. Appl. Ecol.*, 23: 91-99.

- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1979. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. III. Digestibilidad: evolución energético-nutritiva. *Arch. Zootéc.*, 28: 9-21.
- SÁEZ-ROYUELA, C. y TELLERÍA, J. L. 1991. Factors affecting roe deer (*Capreolus capreolus*) distribution in Central Spain. *Folia Zool.*, 40: 37-45.
- SPARKS, B. R. y MALECHEK, J. C. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *J. Range Manage.*, 21: 264-265.
- UECKERMANN, D. 1986. Rehwildbestandsermittlung anhand des Verzehrs an Winter Atterungen. *Z. Jagdwiss.*, 32: 105-122.

CAPÍTULO 7

EL USO DEL CEREAL POR LAS POBLACIONES DE CÉRVIDOS

[Georgina ALVAREZ. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama* y *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecología* 4: 159-169].

Resumen

Se ha estudiado el uso de los campos de cereal, cultivados como suplemento alimentario, por las poblaciones de ciervo (*Cervus elaphus*), gamo (*Dama dama*) y corzo (*Capreolus capreolus*) en una finca mediterránea (Montes de Toledo, España). Se comparó la tasa de pérdida de biomasa aérea fresca en 7 campos de cebada, avena y mixtos; se analizó la evolución mensual de la biomasa aérea del cereal y de la hierba en un campo de cebada; y se determinó la participación de ambos cultivos en la alimentación de ciervos, gamos y corzos, a partir del análisis de excrementos.

Se registraron decrementos de biomasa fresca de un 30% a un 50%, según hábitats y especies de cereal. El peso seco de la hierba disminuyó más rápidamente que el de la cebada, sugiriendo una preferencia general por la misma. El cereal supuso cerca de un 10% en la alimentación del ciervo, un 15% en el gamo y fue despreciable en el corzo. El consumo de cereal fue máximo en invierno, coincidiendo con una fuerte reducción del pasto. Las tres especies prefirieron la cebada a la avena, aunque el gamo, excepto en invierno, hizo un uso equilibrado de los dos cereales. Como conclusiones, se observa un déficit alimentario y se cuestiona la utilidad de las siembras de cereal como suplemento alimentario de los cérvidos.

7.1. Introducción

El efecto del desarrollo económico sobre las poblaciones de ungulados es un tema de interés en la investigación aplicada de vertebrados. Los principales aspectos que han recibido atención son, entre otros, los cambios en la distribución (Sáez-Royuela y Tellería 1981), el incremento del uso de los campos agrícolas (Holisova *et al.* 1982, Putman 1986, Fagen 1988) y los daños provocados (Chapman y Chapman 1975, Leranoz 1981, Vassant y Breton 1986, Hygnstrom y Craven 1988) o el equilibrio entre plantas y herbívoros (Soriguer 1983, Skogland 1984).

Ultimamente, se han puesto de relieve los problemas derivados de la superpoblación en fincas cercadas, con los subsiguientes efectos sobre la disponibilidad de alimento (Nudds 1980) y las condiciones fisiológicas de las propias reses (Clutton-Brock *et al.* 1982, Hobbs *et al.* 1982, Ozoga y Verme 1982). En este contexto se ha suscitado la controversia sobre la conveniencia de aportar una alimentación artificial suplementaria, en forma de pienso o superficies agrícolas, para asegurar el óptimo desarrollo de las poblaciones implicadas (Hubert *et al.* 1980, Ozoga y Verme 1982). Los efectos positivos de distintos suplementos alimenticios en la tasa de desarrollo de los animales y su biología reproductora (Ozoga y Verme 1982, Kelly *et al.* 1987, Hamilton 1987) ha generalizado su uso en la dieta de poblaciones de cérvidos en régimen extensivo, muchas veces sin conocer los requerimientos nutritivos de los animales y la disponibilidad del medio en concreto. Hubert *et al.* (1980) revisan estos hechos y sugieren que el suplemento puede no proporcionar los requerimientos nutritivos y de hábitos alimentarios de los cérvidos, con el riesgo de suplantar el uso de alimentos naturales.

En este trabajo se analiza el aprovechamiento por las poblaciones de ciervo (*Cervus elaphus*), gamo (*Dama dama*) y corzo (*Capreolus capreolus*) de varios campos de cebada (*Hordeum vulgare*) y avena (*Avena sativa*), cultivados como suplemento nutritivo, en una finca cinegética mediterránea. Su finalidad es inferir la existencia o no de un déficit alimentario, y valorar la conveniencia de aportar un suplemento alimentario, contrastando el uso de los dos cultivos con su distribución y disponibilidad.

7.2. Area de estudio

El estudio se realizó en el Coto Social de caza Quintos de Mora, con una extensión de 6.862 ha cercadas en la región oriental de los Montes de Toledo, con bioclima mesomediterráneo (véase descripción de Gómez Manzaneque 1989).

La gestión realizada en décadas pasadas relegó a las quercíneas (encina, *Quercus rotundifolia*, y quejigo, *Quercus faginea*, fundamentalmente) y sus cohortes de plantas acompañantes a las áreas de pendiente (denominadas solana y umbría a lo largo del trabajo) y fondos de valle (quejigo y rebollo, *Quercus pyrenaica*), mientras que en el llano central (denominado aquí raña), las primeras salpican un mosaico de pinares, pastos y cultivos (Álvarez 1989). El terreno pedregoso de raña en el llano y los canchales en las laderas restringen notablemente la cobertura de pasto. Esto, unido al apreciable deterioro de los estratos de matorral y arbustivo, por la presión del ramoneo, motivó la siembra de cereal como suplemento alimentario de los vertebrados herbívoros. Aunque promovidos principalmente para uso de los ciervos (34 individuos/100ha distribuidos por todo el territorio), estos cultivos son visitados regularmente por la población de gamos (3 individuos/100ha), corzos (unos 40 individuos, en total, solo en los hábitats de monte) (para densidades de cérvidos ver Álvarez 1989), jabalíes (*Sus scrofa*, abundante), caballos (17 individuos), liebres (*Lepus granatensis*) y conejos (*Oryctolagus cuniculus*), estas dos últimas especies de presencia escasa.

7.3. Material y métodos

El cereal se sembró en noviembre de 1985, en 14 campos cercados para impedir el acceso de los herbívoros (Tabla 1). Las cercas se quitaron a mediados de julio de 1986, dejando enteras las mieses del monte (solana y umbría), mientras que las de la raña se cosecharon dejando tan solo los rastrojos.

Se muestrearon siete campos de cultivo (tres en la raña, dos en la solana y dos en la umbría) a mediados de julio de 1986, antes de que se abrieran las cercas, y en mayo de

1987. La biomasa aérea delimitada por un cuadrado de 20x20 cm lanzado al azar era cosechada, pesada en fresco y guardada individualmente. El número de muestras fue siempre superior a 40. Uno de los campos se eligió como control (un rastrojo de cebada de 73 ha en la raña; Tabla 1) y se muestreó mensualmente desde agosto mayo. En cada muestra se separaron la cebada y la hierba acompañante, y se pesaron independientemente, en fresco y en seco (Soriguer 1981).

La participación del cereal en la dieta de los cérvidos se ha deducido mediante el análisis de restos fecales. Estos, se clasificaron con criterios adquiridos a partir de una colección mensual de referencia realizada en el área de estudio con este fin, para lo cual se recogían inmediatamente después de su deposición.

	Raña	Solana	Umbría	Total
Cebada	73 (1)	-	-	73
Avena	46 (2)	-	-	46
Mezcla	9 (1)	17 (5)	15 (5)	41
Total	128	17	15	160

Tabla 1. Extensión del cereal (en ha) y distribución del mismo, durante los años 1986 y 1987. El número de campos cultivados figura entre paréntesis. En los campos mixtos la avena y la cebada se mezclan en proporción de 3 a 1.

Desde el mes de septiembre de 1986 a agosto de 1987 se recogieron excrementos frescos de ciervo y gamo, para tres clases de individuos (machos adultos, hembras adultas y crías nacidas en mayo del 86 o gabatos). Las muestras de ciervo proceden de 16 lugares con distinto tipo de vegetación repartidos representativamente entre los tres biotopos (cinco en la raña, cinco en la solana y seis en la umbría). Las de gamo de ocho, localizados en la raña, único biotopo que ocupa esta especie. Los restos fecales de agosto del 87 fueron recogidos antes de la apertura de los cultivos del siguiente ciclo (87-88). Cada muestra mensual contenía excrementos de un mínimo de cinco individuos. Todas las muestras de un mismo biotopo y mes, para cada especie y clase de sexo y edad, se mezclaron en una sola muestra.

Se comprobó la existencia de diferencias significativas en la morfología de los excrementos de las clases de individuos consideradas, clasificándose correctamente el 84% de los mismos (datos inéditos).

También se recogieron excrementos de corzo en varios hábitats representativos de su área de distribución (solana y umbría), si bien este muestreo fue irregular, por la dificultad para hallar los excrementos. Por ello, las muestras de esta especie se han agrupado en tres períodos a lo largo del ciclo anual, con objeto de ampliar el tamaño de muestra y hacer representativo el muestreo por biotopos.

Para el análisis se siguieron las técnicas descritas por Chapuis (1980) y Martínez *et al.* (1985). De cada una de las muestras se realizaron tres preparaciones histológicas, contándose alrededor de 200 epidermis en cada una. Las epidermis vegetales se reconocieron por comparación con una colección de microfotografías de las estructuras anatómicas de las células epidérmicas de las plantas herborizadas en el área de estudio. Cada muestra ronda las 600 epidermis, contabilizando unos totales aproximados de 60.000, 20.000 y 3.000 para el ciervo, el gamo y el corzo, respectivamente. Los resultados se presentan como porcentajes calculados sobre los valores medios, estacionales y anuales, de las frecuencias absolutas de aparición de cebada y avena.

La caracterización estacional de la dieta se ha hecho a partir de las medias de septiembre, octubre y noviembre (otoño), diciembre, enero y febrero (invierno), marzo, abril y mayo (primavera) y junio, julio y agosto (verano), en el ciervo y el gamo. Para el corzo, septiembre y octubre, de noviembre a febrero y de marzo a agosto. Las comparaciones del consumo de cebada y avena entre especies, sexos y edades se han efectuado con tests de χ^2 (Elliot 1971); con objeto de reducir la variación en el tamaño de muestra (errores de conteo en el muestreo de epidermis e indeterminadas), estas comparaciones se han hecho a partir de los valores medios de las frecuencias absolutas mensuales de aparición. Para cuantificar el uso en relación al alimento disponible, se ha empleado el índice de elección de Ivlev (Green 1987): $(\% \text{ consumo} - \% \text{ disponibilidad}) / (\% \text{ consumo} + \% \text{ disponibilidad})$, que

varía entre +1 (elección máxima) y -1 (rechazo); el 0 significa un uso equilibrado. Debe interpretarse en términos relativos, pues depende de las abundancias con que sean consideradas los demás recursos disponibles (Westoby 1974). La disponibilidad de cebada y avena se ha calculado directamente como el porcentaje del área que ocupan en la finca.

7.4. Resultados

7.4.1. Biomasa aérea de los cultivos

La biomasa aérea media en fresco de la caña y espigas caídas del cereal y de la hierba acompañante en los rastros de la raña fue superior a la disponible en las mieses del monte al inicio del estudio, como consecuencia de las diferentes condiciones topográficas, edafológicas y microclimáticas de unos y otros cultivos. La producción total (hierba y cereal) fue muy superior en la raña, por la mayor extensión cultivada (Tabla 2).

La biomasa en fresco disminuyó a lo largo del período muestreado, aunque desigualmente por cultivos y biotopos. En la raña, la biomasa del rastrojo control (sólo cebada) se redujo a un 30% del valor inicial, mientras que en los otros dos (avena y mezcla) se redujo al 50%. En el monte, donde todas las siembras eran con mezcla, la biomasa decreció en mayor proporción que en los cultivos de avena y mezcla de la raña, principalmente en la umbría (Tabla 2). La biomasa media mensual en fresco y en seco del rastrojo control presentaron una correlación positiva y significativa ($r_{\text{Spearman}} = 0,98$, $p < 0,005$).

	N	S (ha)	Julio	Mayo	R (%)
Raña					
1. Cebada	45	73	30,8 ± 10,1	9,1 ± 5,6	29,5
2. Avena	40	19	33,6 ± 20,3	15,9 ± 7,8	47,5
3. Mezcla	40	9	29,4 ± 13,2	5,8 ± 9,7	55,8
Solana					
1. Mezcla	46	3	15,1 ± 5,4	5,7 ± 2,8	37,9
2. Mezcla	44	5	20,4 ± 6,5	7,5 ± 3,6	36,6
Umbria					
1. Mezcla	40	5	36,8 ± 15,2	7,8 ± 7,2	21,3
2. Mezcla	45	5	23,8 ± 7,2	5,2 ± 3,2	21,6

Tabla 2. Biomasa en fresco (media y desviación estándar, en gramos) anterior a la apertura de los cultivos (Julio) y al final del ciclo (Mayo) en los 7 campos muestreados. Para cada uno se indica el tamaño de muestra (N), la superficie en ha (S) y el porcentaje remanente en Mayo (R %).

7.4.2. Evolución estacional de la biomasa aérea en el cultivo control.

El peso seco medio mensual disminuyó de agosto a mayo en un 70%. Tanto la cebada como la hierba siguieron esta tendencia decreciente (Fig.1).

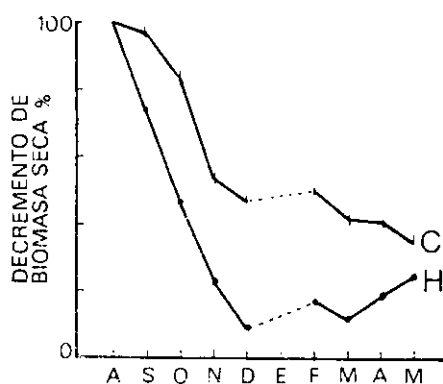


Figura 1. Decrementos mensuales (%) de la biomasa seca de hierba (H) y cebada (C) en un campo de cebada control. --- Enero no se muestreó.

La cantidad de hierba fue muy pequeña con respecto a la de cebada para todos los meses, fluctuando entre un 4% y un 1% del total, para agosto y diciembre, respectivamente (Tabla 3).

Meses	Total	Cebada	Hierba	Total	P	I M
Agosto	22,10	21,25	0,85	24,8	9,0	3,1
Septiembre	21,18	20,56	0,62	21,3	29,8	11,4
Octubre	17,97	17,59	0,39	15,2	40,8	19,4
Noviembre	11,50	11,31	0,19	10,5	64,9	38,0
Diciembre	9,82	9,75	0,07	6,8	58,0	41,4
Febrero	10,57	10,43	0,14	6,9	57,3	40,7
Marzo	8,67	8,59	0,09	10,8	38,2	22,0
Abril	8,64	8,49	0,15	12,0	67,9	37,0
Mayo	7,26	7,07	0,20	16,5	39,8	18,0

Tabla 3. Variación mensual de los pesos secos medios (en gramos) de cebada, hierba y suma de ambos (total) en el campo de cultivo control. T: temperatura media (°C), P: precipitación media (mm), MI: índice climático de Martonne ($IM = P/(T+10)$).

El peso de la hierba descendió más rápidamente que el del cereal (27 y 10% en el primer mes, respectivamente), de tal forma que en diciembre la hierba quedó reducida a un 8%, frente a un 45% en la cebada (Fig.1). En la primavera, el aumento de las temperaturas favoreció el pasto, justificando que, a pesar del consumo sostenido por los herbívoros, recuperara para mayo un valor próximo al que tenía en noviembre (23%). Pese a las diferencias metodológicas en el muestreo del estrato herbáceo, se observó el mismo patrón en su evolución anual que los expuestos por Medina (1956) y Soriguer (1981) para Sierra Morena. La cebada, por su parte, disminuyó a la mitad su biomasa inicial antes del invierno. Su rebrote, al final de este período, incrementó la disponibilidad, que se redujo rápidamente, llegando a mayo con un 30% del valor inicial.

7.4.3. Importancia del cereal en la dieta

El cereal no alcanzó el 10% en el conjunto de la dieta del ciervo y el 15% en la del gamo (Tabla 4). En el corzo no llegó al 1% y estuvo compuesto exclusivamente por cebada, según los restos analizados.

Cebada. La cebada representó un 86% de todo el cereal consumido por el ciervo. Esta especie consumió cebada regularmente desde principios del otoño, tras la apertura de los cercados, hasta mediados del verano, con un único receso a finales del otoño, posiblemente debido a la mayor disponibilidad de pasto y, sobre todo, de bellota. No se apreciaron diferencias significativas en el consumo de cebada por el ciervo, para todo el año, en los tres biotopos considerados, ni tampoco entre machos, hembras y crías. Los machos consumieron más cebada en el otoño ($\chi^2 = 9,37$, 2 g.l., $p < 0,001$), mientras que hembras y crías tomaron mayor cantidad en el invierno ($\chi^2 = 17,1$, 2 g.l., $p < 0,001$).

En el gamo, la cebada representó el 46% del cereal consumido. A diferencia del ciervo, hubo un máximo en el invierno, seis veces mayor que el consumo medio del resto del año ($\chi^2 = 19,14$, 6 g.l., $p < 0,01$). Durante el invierno, machos, hembras y crías consumieron principalmente cebada como aporte de cereal. En el otoño, los gabatos consumieron más cereal que los adultos ($\chi^2 = 15,23$, 2 g.l., $p < 0,001$), pero en el verano, cuando la disponibilidad fue mínima, el consumo por los primeros fue cero.

El corzo consumió una pequeña cantidad de cebada, exclusivamente en el invierno (Tabla 5).

Avena.- Apareció en las heces del ciervo con escasísima frecuencia. No hubo diferencias significativas en su consumo por estaciones, para toda la finca. En la raña se consumió sobre todo en el verano, en la umbría en el otoño, mientras que en la solana (con la menor disponibilidad de pasto) fue ingerida con mayor regularidad a lo largo del año. Fue

consumida prácticamente sólo por los machos, salvo en el verano, época en que la comieron todos los individuos.

	Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	Cebada	Avena	Cebada	Avena	Cebada	Avena	Cebada	Avena
Raña								
Ciervo	2,01	0,31	4,94	0	5,57	0,45	2,08	1,89
Macho	4,46	0,87	0	0	4,87	1,33	2,30	1,49
Hembra	0	0	6,55	0	6,54	0	1,44	2,25
Cría	1,35	0	8,34	0	5,30	0	2,50	1,94
Solana								
Ciervo	3,43	0,46	6,65	1,24	4,93	0,73	2,06	0,45
Macho	6,20	0,95	2,47	3,43	4,42	2,21	2,79	1,33
Hembra	0	0,39	8,42	0	5,46	0	3,34	0
Cría	3,99	0	8,89	0	4,94	0	0	0
Umbria								
Ciervo	0,68	1,16	4,21	0	5,06	0	1,49	0,34
Macho	1,71	3,29	3,25	0	4,39	0	2,75	0,17
Hembra	0	0	5,93	0	4,79	0	0	0,88
Cría	0,26	0	3,48	0	6,03	0	1,64	0
Total								
Ciervo	2,04	0,64	5,26	0,41	5,19	0,39	1,87	0,90
Macho	4,09	1,72	1,91	1,24	4,56	1,14	2,61	0,99
Hembra	0	0,13	6,98	0	5,59	0	1,61	1,05
Cría	1,86	0	6,87	0	5,43	0	1,40	0,66
Gamo								
Macho	2,76	5,61	9,29	4,18	1,38	4,58	0,55	1,78
Hembra	1,01	4,02	8,75	3,47	0,90	4,63	0,77	0
Cría	2,45	5,81	7,08	3,75	2,07	2,80	0,88	2,17
	4,85	7,00	11,19	4,92	1,22	6,23	0	3,15

Tabla 4. Frecuencias (%) estacionales de aparición de cebada y avena en los excrementos de ciervo y gamo, por biotopos, sexo y edad.

	Sep.- Oct.	Nov.- Feb.	Mar.- Ago.	Anual
N	6	8	11	25
Cebada	0.00	0.86	0.00	0.25
Avena	0.00	0.00	0.00	0.00

Tabla 5. Frecuencia (%) de aparición de cebada y avena en excrementos de corzo recogidos en tres períodos a lo largo del año 1986-1987. N: número de individuos.

En el gamo, sin embargo, representó el 54% del cereal, y apareció regularmente en las heces hasta principios del verano. Las medias anuales indicaron una participación próxima a la de la cebada en todas las clases de individuos. Los machos comieron avena en otoño, invierno y primavera, y no la consumieron en el verano. Las hembras también la consumieron preferentemente en el otoño, destacando, además, un incremento en mayo, antes de la paridera. Los gabatos comieron avena todo el año, principalmente a finales de otoño y comienzos de la primavera.

7.4.4. Uso comparado de la cebada y la avena

En conjunto, el cereal ingerido por las poblaciones de cérvidos representó el 12% de la dieta global, alcanzando el 20% en el invierno. El uso de cebada y avena por el ciervo y el gamo se expresa en la Tabla 6. La cebada se repartió entre las dos especies, pero no así la avena, que fue casi exclusivamente aprovechada por el gamo.

	Ciervo y gamo	Ciervo Total	Gamo Total	Ciervo Raña	Ciervo Solana	Ciervo Umbría
Cebada	0.03	0.25	-0.12	0.17	0.56	0.53
Avena	-0.09	-0.55	0.14	-0.44	-0.69	-0.59
	Ciervo y gamo		Ciervo		Gamo	
	Cebada	Avena	Cebada	Avena	Cebada	Avena
Otoño	-0.09	0.09	0.19	-0.33	-0.28	0.24
Invierno	0.19	-0.33	0.28	-0.75	0.08	-0.14
Primavera	0.05	-0.05	0.28	-0.75	-0.44	0.31
Verano	-0.04	0.04	0.13	-0.20	-0.42	0.30
	Cebada			Avena		
Ciervo	Raña	Solana	Umbría	Raña	Solana	Umbría
Otoño	0.19	0.57	0.16	-0.52	-0.73	-0.07
Invierno	0.26	0.55	0.57	-1.00	-0.65	-1.00
Primavera	0.22	0.57	0.57	-0.67	-0.71	-1.00
Verano	-0.06	0.55	0.50	0.08	-0.62	-0.59

Tabla 6. Índices de elección de cebada y avena para las frecuencias medias anuales y estacionales.

Comparando el consumo de cebada y el de avena frente a la disponibilidad total de cereal (superficie de cultivos en la finca; ver Tabla 1), se observó una clara segregación en la selección de usos entre ambos cérvidos. Los índices de elección de la Tabla 6 indicaron que el ciervo seleccionaba la cebada en detrimento de la avena, de manera que la cebada fue sobreexplotada (+0,25) y la avena infrautilizada (- 0,55). Este hecho se acentuó en el monte, sobre todo en la solana, y por estaciones, en el invierno y la primavera. En la solana se dio la mayor constancia en el uso preferente de la cebada frente a la avena, durante todo el año, pues en el otoño en la umbría y en el verano en la raña el uso de la avena estuvo prácticamente equilibrado.

El gamo utilizó, con cierta preferencia, la avena frente a la cebada en el conjunto anual. Mientras que en otoño y, sobre todo en primavera y verano, utilizó preferentemente la avena, en invierno este cultivo fue sustituido por la cebada, con un uso equilibrado en relación con su disponibilidad.

El uso conjunto de la cebada y la avena para todo el territorio presentó un balance anual equilibrado, aunque se desplazó en el invierno hacia una preferencia por la cebada.

7.5. Discusión

La marcada estacionalidad climática del área de estudio condiciona, no solo la producción de alimento, sino también su calidad, de tal forma que, a pesar de encontrarnos en el dominio mesomediterráneo, el invierno y el verano pueden ser épocas de déficit alimentario para los ungulados (niveles proteicos y energéticos bajos, mínima digestibilidad; Rodríguez Berrocal 1978, 1979) en relación con su elevada demanda energética (Clutton-Brock *et al.* 1982, Staines *et al.* 1982). Este hecho se ha observado para el invierno en algunas regiones estudiadas de la zona templada (Nudds 1980, Hobbs *et al.* 1982, Ozoga y Verme 1982).

El fuerte descenso experimentado por el peso de la hierba disponible tras la apertura del rastrojo control, hasta prácticamente su agotamiento en diciembre del 86, contrapuesto al menor decremento del cereal durante la misma época, indica una clara preferencia de los cérvidos por el forraje natural. Este hecho, unido al incremento del consumo de cereal hasta un nivel muy superior en el invierno al del resto del año, sugiere que en esta época se acusó especialmente un déficit alimentario.

En primavera, la producción vegetativa fue mayor; superó a la presión de los herbívoros, como se observa en la Fig. 1 para el rastrojo control, pero maduró rápidamente, principalmente las gramíneas, perdiendo valor nutritivo (Zamora *et al.* 1956). En esta época, el remanente de biomasa disponible en los siete campos estudiados fue variable (como consecuencia del uso preferente de la cebada y la hierba). En la raña, la tasa de decremento fue mayor en el rastrojo de cebada que en el de avena, situados ambos en el área de campeo de los gamos. Precisamente, la localización del cultivo con mezcla de la raña, alejada del área de éstos, debió influir en su menor pérdida de biomasa. La tasa de pérdida de biomasa en la umbría fue 1,7 veces mayor que en la solana. Puesto que esto no

parece justificarse por la diferencia de uso, es posible que una mayor producción de pasto aumentara el consumo total de biomasa. En cualquier caso, la poca biomasa remanente en el verano, sobre todo la de cebada, y la baja calidad general de los recursos (Rodríguez Berrocal 1978, 1979), posiblemente fueran insuficientes para satisfacer las elevadas necesidades nutritivas que requieren el desarrollo final de la cuerna de los machos y la lactancia en las hembras de ciervo y gamo en esta época (Clutton Brock *et al.* 1982), sobre todo tras un invierno precario (Lautier *et al.* 1988).

Los datos que se conocen sobre niveles energéticos y proteicos de la cebada y de la avena, sugieren una preferencia por la paja de avena y por el forraje verde y el grano de la cebada (Demarquilly y Alibes 1977, Iamz 1981, 1983, Inra 1981, 1985). Ello concuerda con un aumento del consumo de cebada precisamente en las épocas de crecimiento vegetal (rebrote de final de otoño y primavera), pero no explicaba la preferencia generalizada por el ciervo. El uso exclusivo de cebada por el corzo y el mayor uso por el gamo en la época invernal destaca la importancia de dicha selección que, en la segunda especie, se refuerza por el hecho de que los dos comederos de avena (sin mezcla de cebada) de la raña se situaban en el centro de sus dominios vitales, lo que tuvo que influir en la selección general de este cultivo por el gamo.

Los análisis de dietas a partir de muestras fecales deben ser cuidadosamente interpretados dada la desigual digestibilidad de las epidermis de diferentes especies (Maizeret *et al.* 1986). No obstante, la evolución estacional de las frecuencias de aparición de ambos cereales en las dietas del ciervo y del gamo inducen a desestimar, en principio, dicho factor de riesgo. Además, un estudio de la dieta de machos adultos de ciervo a partir del análisis de rúmenes, recogidos durante el invierno en el mismo área de estudio, mostró un consumo casi tres veces mayor de *Hordeum vulgare* que de *Avena* spp. (datos inéditos), de acuerdo con los resultados de este estudio.

El consumo de cereal relativamente equilibrado por sexos y edades en el gamo a lo largo del año, sugiere que esta especie puede llegar a cubrir sus requerimientos nutritivos poblacionales, posiblemente con la intervención del suplemento alimentario. Sin embargo,

el hecho de que los machos de ciervo consuman significativamente más cereal en la época de celo (otoño), que las hembras y las crías, e inversamente en el invierno, época en la que, además, ingieren avena, alimento no preferido, en el biotopo de menor disponibilidad de pasto, sugiere que las necesidades nutritivas de esta especie no están cubiertas con arreglo a la disponibilidad trófica del área de estudio, incluido el cereal, y de ahí que la población de ciervos encuentre unas condiciones desventajosas para afrontar el esfuerzo reproductivo.

La evolución descrita del uso del cereal concuerda con los resultados obtenidos por Ozoga y Verme (1982), que observaron también una preferencia por los pastos naturales. Estos autores encontraron una recuperación del éxito reproductivo de la población de cérvidos después de un tratamiento con pienso suplementario. Las pérdidas de gabatos de ciervo observadas por nosotros (entre un 22 y 50%, datos sin publicar), pueden ser del mismo orden de magnitud que las comentadas por ellos con suplemento (17%; 20% en Clutton-Brock *et al.* 1982), y que consideraron mayores de las esperadas en hembras bien alimentadas durante el invierno. Por otra parte, los índices de calidad de cuerna de los machos de ciervo de este estudio fueron bajos, principalmente los de los machos adultos que campeaban en la raña (datos inéditos). Todo ello apunta un déficit alimentario por superpoblación de reses en el área de estudio.

Así pues, los cereales cultivados como suplemento alimentario no parecen paliar este déficit alimentario. El escaso consumo de cebada por los cérvidos en el otoño no justifica el importante decremento de su biomasa en esta época en el rastrojo control y, además, un consumo mucho mayor en el invierno no repercutió proporcionalmente en el peso de la misma. No conocemos la magnitud de los procesos de putrefacción provocados por los hongos y las fermentaciones bacterianas sobre la pérdida de biomasa registrada en este rastrojo, pero pudieron ser importantes, pues coincidió con el inicio de la época húmeda, como se deriva de los valores de precipitación. Es significativo, además, que la desaceleración del decremento de biomasa de cebada coincidiera con el descenso de temperaturas entre diciembre y febrero. Por otra parte, yeguas y jabalíes entraban a comer en los cultivos abiertos y, si bien se ha detectado que la participación del cereal en la dieta del jabalí era principalmente en forma de grano (datos inéditos), el consumo de las yeguas

pudo suponer una extracción importante. En cualquier caso, el impacto de los cérvidos sobre la biomasa total (fundamentalmente paja) del rastrojo control, que reunía el 88% de toda la cebada de la finca, se realizó sobre la mitad de sus existencias, lo que indica un escaso rendimiento del uso de los cultivos.

En conclusión, la disponibilidad de alimento natural fue insuficiente para satisfacer los requerimientos nutritivos de las poblaciones de ciervo, gamo y corzo, principalmente en el invierno. La alta densidad de ciervos tendría que ser regulada, como primera medida, para restablecer las condiciones de las poblaciones de herbívoros y de las plantas.

La cebada, suplemento preferentemente seleccionado por los ciervos, y bien aceptado por los gamos, redujo su biomasa a la mitad de sus existencias antes de entrar en el período crítico de déficit alimentario, el invierno, y el rebrote, especialmente nutritivo, no parece suponer una cantidad importante. Para el final de la primavera, cuando se inicia la pérdida de valor nutritivo del pasto y la lignificación de las leñosas, la cebada debía encontrarse prácticamente agotada.

Puesto que la avena fue casi exclusivamente consumida por el gamo, en la raña, los cultivos asentados en el monte debieran cambiar su dedicación a cebada. No obstante, como la gestión del área de estudio no va dirigida a la producción de carne o cuerna para su comercialización, y dado que los cultivos son en buena parte desaprovechados, la gestión del medio en función de los cérvidos debiera dirigirse a potenciar los recursos naturales, para unos contingentes poblacionales en equilibrio con el territorio.

Bibliografía

AINPROT, 1984. *Tablas de composición de primeras materias para nutrición animal*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.

- ALVAREZ, G. 1989. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, 2: 233-249.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes. Edinburgh University Press.
- CRAWLEY, M. J. 1983. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications.
- CHAPMAN, D. y CHAPMAN, N. 1975. *Fallow Deer. Their history, distribution and biology*. Terence Dalton Limited. Lavenham.
- CHAPUIS, J. L. 1980. Methodes d'etude du regime alimentaire du Lapin de Garenne, *Oryctolagus cuniculus* L., par l'analyse micrographique des feces. *Rev. Ecol. Terre Vie*, 34: 159-198.
- ELLIOT, J. M. 1971. *Some Methods for the Statistical Analysis of samples of Benthic Invertebrates*. Freshwater Biological Association. Scientific Publication, 25.
- FAGEN, R. 1988. Population effects of habitat change: a quantitative assessment. *J. Wildlife Manage.* 52: 41-46.
- FANDOS, P., MARTÍNEZ, T. y PALACIOS, P. 1987. Estudio sobre la alimentación del corzo (*Capreolus capreolus* L., 1758) en España. *Ecología*, 1: 161-186.
- GÓMEZ MANZANEQUE, F. 1989. La cubierta vegetal de los Montes de Mora (Los Yébenes, Toledo). *Ecología*, 2: 111-130.
- GREEN, M. J. B. 1987. Diet composition and quality in himalayan musk deer based on fecal analysis. *J. Wildlife Manage.* 51: 880-892.
- HAMILTON, W. J. 1987. Farming Red Deer (*Cervus elaphus*). Some Aspects of Research and Development in Scotland and their Implications for the Management of the Deer and the Pastoral Resources. En: WEMMER, C. M. (ed.). *Biology and Management of the Cervidae*. Research Symposia of the National Zoological Park. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- HOBBS, N. T., BAKER, D. L., SWIFT, D. M. y GREEN, R. A. 1982. Energy -and nitrogen- based estimates of elk winter range carrying capacity. *J. Wildlife Manage.*, 46: 12-21.

- HOLISOVA, V., OBRTTEL, R. y KOZENA, I. 1982. The winter diet of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Southern Moravian agricultural landscape. *Folia Zool.*, 31: 209-225.
- HUBERT, G. F., WOOLF, A. y POST, G. 1980. Food habits of a supplementally-fed captive herd of White-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 740-746.
- HYGNSTROM, S.E. y CRAVEN, S. R. 1988. Electric fences and commercial repellents for reducing deer damage in cornfields. *Wildlife Soc. Bull.*, 16: 291-296.
- INRA, 1985. *Alimentación de los Animales Monogástricos. Cerdo-Conejo-Aves*. Mundi-Prensa.
- JARRIGE, R. 1981. *Alimentación de los Rumiantes*. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA). Mundi-Prensa.
- KELLY, R. W., FENNESSY, P. F., MOORE, G. H., DREW, K. R. y BRAY, A. R. 1987. Management, Nutrition and Reproductive Performance of Farmed Deer in New Zealand. En: Wemmer, C. M. (ed.): *Biology and Management of the Cervidae*. Research Symposia of the National Zoological Park. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- LAUTIER, J. K., DAILEY, T. V. y BROWN, R. D. 1988. Effect of water restriction on feed intake of white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 52: 602-606.
- LERANOZ, I. 1981. Sobre la relación del jabalí (*Sus scrofa* L.) con la agricultura, en Navarra septentrional. *Actas XV Congr. Intern. Fauna Cinegética y Silvestre*: 639-645. Trujillo (Cáceres). España.
- MAIZERET, C., TRAN MANH SUNG, D. 1984. Etude du régime alimentaire et recherche du déterminisme fonctionnel de la sélectivité chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) des Landes de Gascogne. *Gibier Faune Sauvage*, 3: 63-103.
- MAIZERET, C., BOUTIN, J. M. y SEMPERE, A. 1986. Intérêt de la méthode micrographique d'analyse des fèces pour l'étude du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage*, 3: 159-183.
- MARTÍNEZ, T., MARTÍNEZ, E. y FANDOS, P. 1985. Composition of the food of the spanish wild goat in Sierras de Cazorla and Segura, Spain. *Acta Theriol.*, 30: 461-494.
- MEDINA, M. 1956. Contribución al estudio del área de la encina en la provincia de Córdoba y de sus posibilidades alimenticias para el ganado. *Arch. Zootéc.*, 5: 103-196.
- NUDDS, T. D. 1980. Forage "preference": theoretical considerations of diet selection by deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 735-740.

- OZOGA, J. J. y VERME, L. J. 1982. Physical and reproductive characteristics of a supplementally-fed white-tailed deer herd. *J. Wildlife Manage.*, 46: 281-301.
- PEKINS, P. J. y MAUTZ, W. M. 1988. Digestibility and nutritional value of autumn diets of deer. *J. Wildlife Manage.*, 52: 328-332.
- PUTMAN, R. J. 1986. Foraging by roe deer in agricultural areas and impact on arable crops. *J. Appl. Ecol.*, 23: 91-99.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. II. Evolución de los principios nutritivos brutos. *Arch. Zootéc.*, 27: 243-255.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1979. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. III. Digestibilidad: evolución energético-nutritiva. *Arch. Zootéc.*, 28: 9-20.
- SÁEZ-ROYUELA, C. y TELLERÍA, J. L. 1981. El jabalí (*Sus scrofa* L.) en Castilla la Vieja (España). *Actas XV Congr. Intern. Fauna Cinegética y Silvestre*: 587-597. Trujillo (Cáceres). España.
- SKOGLAND, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarctic Ecology*, 7: 345-379.
- SORIGUER, R. C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*, L.) en Andalucía Occidental. *Doñana, Acta Vert.*, 8: 1-379.
- SORIGUER, R. C. 1983. Consideraciones sobre el efecto de los conejos y los grandes herbívoros en los pastizales de la Vera de Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 10: 155-168.
- STAINES, B. W., CRISP, J. M. y PARISH, T. 1982. Differences in the quality of food eaten by red deer (*Cervus elaphus*) stags and hinds in winter. *J. Appl. Ecol.*, 19: 65-77.
- VASSANT, J. y BRETON, D. 1986. Essai de réduction de dégâts de sangliers (*Sus scrofa scrofa*) sur blé (*Triticum sativum*) au stade laitieux par distribution de maïs (*Zea mais*) en forêt. *Gibier Faune Sauvage*, 3: 83-95.
- VENERO, J. L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana-España. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 1-130.
- WESTOBY, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.*, 108: 290-304.

ZAMORA, M., BARASONA, J. y RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1956. Contribución al estudio del potencial productivo y cinegético de áreas marginales de la provincia de Córdoba. Bases técnicas para un estudio económico. *Bol. E. C. Ecol.*, 5: 31-43.

CAPÍTULO 8

VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA, DEL USO Y LA SELECCIÓN DE HÁBITAT DE LAS POBLACIONES DE CÉRVIDOS

Resumen

En este capítulo se examina la distribución y variación estacional de la abundancia del ciervo, el gamo y el corzo en Quintos de Mora, durante el período 1986-1987. También se analizan las diferencias interespecíficas en el uso del espacio y del hábitat, así como la variación espacio-temporal diaria en el ciervo y el gamo. Se diferenciaron dos grandes áreas fisiográficas (monte y raña), cuatro sectores (solana, umbría, Las Navas y Bermú) y 15 tipos de hábitat. La densidad total de ciervo fue significativamente mayor que la de gamo y la de corzo, solapándose en el uso del espacio con estas dos especies, que ocuparon la raña y el monte, respectivamente. Dentro de los cuatro sectores diferenciados, el ciervo fue más abundante en Las Navas, especialmente durante el invierno, como consecuencia del uso efectuado por las hembras adultas, la clase de individuo dominante. Ni en el Bermú ni en el monte, se apreciaron diferencias entre clases de individuos ni entre estaciones. El gamo también utilizó en mayor medida Las Navas que el Bermú, siendo las hembras más abundantes en invierno y los machos adultos en primavera. Las diferencias encontradas en el uso de los distintos sectores fueron debidas a la variación en la estructura y composición de los hábitats, que determinó la disponibilidad trófica.

La amplitud media de hábitat fue reducida, aunque mayor en el ciervo que en el gamo. El solapamiento entre ambas especies fue mínimo en primavera y máximo en verano, coincidiendo con el máximo y el mínimo, respectivamente, de disponibilidad trófica. El ciervo hizo un uso distinto del hábitat en cada estación del año. El gamo seleccionó todo el año las dehesas con mayor cobertura arbolada y los pinares con mejores pastos, de acuerdo

con unos hábitos pastadores más pronunciados. Ambas especies se segregaron en el espacio seleccionando, generalmente, hábitats con estructura distinta, cuyo aprovechamiento rotó entre sectores de otoño a invierno, permitiendo así optimizar la producción de biomasa herbácea. Destacó la importancia de algunos hábitats en el ciclo biológico de las tres especies de cérvidos: los fondos de valle en la solana, sobre todo en verano, las dehesas de media y alta cobertura en otoño, los pastizales durante todo el año y el monte alto, especialmente en primavera para el ciervo y durante todo el año para el corzo. El uso de los cultivos se ajustó a la distribución y calidad de otros recursos, reforzando los resultados de los trabajos de alimentación sobre la presencia de un déficit alimentario invernal que afectaría al ciervo y al gamo, y un déficit estival que afectaría, en principio, solo al ciervo.

Por último, las mayores densidades de individuos se registraron a última hora de la tarde, especialmente en primavera y verano. En este período del día se registró el máximo solapamiento de ciervo y gamo en Las Navas.

8.1. Introducción

Al igual que en otras áreas del centro y sur de la Península (Braza *et al.* 1989; Braza *et al.* 1994), la densidad de ungulados en Quintos de Mora es muy elevada (Alvarez 1988; Aranda 1995). Los procesos denso-dependientes en poblaciones de ungulados tienen importantes implicaciones para la gestión, ya que afectan a la dinámica de población y se producen sobre todo en situaciones próximas a la capacidad de carga, en condiciones de recursos limitados (White y Bartmann 1998). Dentro de una misma población se han observado diferencias entre sexos en los patrones de actividad y en la distribución espacial (Beier y McCullough 1990, Forsyth 1999), las cuales pueden verse afectadas por la coexistencia en el mismo territorio de varias especies, particularmente si la densidad es alta, e influir los patrones de solapamiento (Skogland 1984).

El ciervo, el gamo y el corzo coinciden en Quintos de Mora con distintas abundancias, fruto de la gestión de la finca y de los requerimientos ecológicos de cada especie. Algunos aspectos de las relaciones entre estos cérvidos fueron estudiados por Batcheler (1960) en Gran Bretaña, ya a mediados de siglo. Este autor se basó en mecanismos de competencia y en los límites de distribución de cada especie para explicar sus abundancias relativas. El reparto de recursos entre especies estrechamente relacionadas ha sido documentado por muchos investigadores (Skogland 1984, Gordon e Illius 1989). Algunos autores (Murray y Brown 1993), trabajando con ungulados pastadores del Serengeti, concluyeron que algunas especies se especializan en estratos herbáceos de distinta altura, lo cual supone una diversificación de nichos espaciales. Este fenómeno ha sido relacionado con el tamaño del cuerpo y la dentición (Gordon e Illius 1989, Bell 1969 en Murray y Brown 1993, Tufto *et al.* 1996), dos rasgos que facilitan el reparto de recursos, bien directamente, bien mediante mecanismos de selección de hábitat. Precisamente, atendiendo al tamaño, Putman *et al.* (1996) eligieron el ciervo, el gamo y el corzo para estudiar cómo las variaciones en la ecología y estrategias reproductoras influían en la dinámica de población. Dada la relación entre estos aspectos, el conocimiento del uso y selección de los hábitats es básico para la elaboración de estrategias efectivas de gestión (Riley y Dood 1984) de estas especies, de ordenación cinegética y de manejo de los hábitats. Así mismo, este conocimiento puede utilizarse como herramienta predictiva. Por ejemplo, en las Montañas Azules de Oregón y Washington, Irwin y Peek (1983), utilizando procedimientos de evaluación del hábitat para caza mayor, predijeron respuestas a cambios en la cobertura del forraje como consecuencia del manejo forestal. Esta línea de investigación ha sido abordada por numerosos investigadores (Witmer y de Calesta 1983, Mooty *et al.* 1987, Post y Klein 1996, Unsworth *et al.* 1998), algunos de los cuales han sugerido la conveniencia de estudiar la selección de hábitat mediante las variables que caracterizan la estructura y composición de los mismos (Hanley 1984), con objeto de determinar el proceso de optimización de la elección efectuada por las clases de individuos y las especies. De hecho, la selección de hábitat es una estrategia adaptativa que varía con la estructura del hábitat (Skogland 1984).

En el Mediterráneo, la estructura del hábitat y la oferta de recursos asociados están muy influidos por la estacionalidad, que determina ciclos de productividad muy contrastados. A

este efecto se superpone la acción del manejo humano. Como resultado, el paisaje vegetal mediterráneo, y en concreto el del área de estudio, es un mosaico heterogéneo, en el que cabe esperar que los animales desarrollen una conducta de rastreo de la producción vegetal y de su calidad a lo largo del ciclo anual, consistente con la fenología y la composición química de las plantas (Skogland 1984, Soriguer *et al.* 1992). Esta conducta implica un patrón estacional en la selección de hábitat. Pero, además, los cambios de temperatura a lo largo del día determinan un patrón circadiano, generalmente con marcada inactividad a las horas centrales del día, acentuado en el Mediterráneo (Braza *et al.* 1984, Beier y McCullough 1990). En consecuencia, el conocimiento de los patrones de actividad diaria y estacional es esencial para evaluar las estrategias vitales de estos herbívoros (Cederlund *et al.* 1989).

Este capítulo describe la variación espacial y temporal de la abundancia y el uso del territorio por parte del ciervo, el gamo y, en menor medida, el corzo, en Quintos de Mora, desde septiembre de 1986 a septiembre de 1987. Atendiendo a la necesidad de examinar el uso del territorio a varias escalas espaciales (Owen 1972, Wiens 1973, Johnson 1980, Miller *et al.* 1999), con objeto de minimizar los efectos de determinar arbitrariamente la disponibilidad de los hábitats, en este estudio se han combinado varias escalas: 1) grandes áreas del territorio netamente distintas; 2) sectores, dentro de éstas, con diferencias de exposición, microclima y manejo forestal; 3) hábitats diferenciados considerando conjuntamente el relieve y la estructura y composición vegetal; y 4) atributos de la estructura y composición vegetal. En este contexto, los objetivos se han dirigido a conocer las diferencias interespecíficas e intrapoblacionales en los patrones de selección del hábitat.

8.2. Material y métodos

El área de estudio ha sido descrita de forma general en capítulos previos. Una descripción detallada puede encontrarse en Rodríguez Vigal y Pérez Castells (1997). Gómez Manzaneque (1988) aporta un catálogo florístico y San Miguel (1993) ofrece información sobre la composición, estructura y biomasa de matorrales y bosques. En el presente

capítulo se proporciona información adicional basada en una caracterización del mosaico de hábitats muestreados en los distintos sectores del área de estudio, para facilitar la interpretación de los resultados de uso del hábitat.

8.2.1. Variación espacial y temporal

Para el estudio de la distribución espacio-temporal se utilizaron los registros diarios y estacionales de ciervo, gamo y corzo, desde septiembre de 1986 a agosto de 1987. Se censaron transectos representativos de la distribución de los hábitats de Quintos de Mora, repartidos en dos áreas (monte y raña) y en cuatro sectores fisiográficos distintos: la solana y la umbría en el monte, y, en la raña, el sector de Las Navas (dehesas y pinares aclarados sin matorral, en su mayor parte) y el sector del Bermú (mayor extensión de pinares no aclarados y con matorral). Fueron censados desde vehículo, a velocidad constante y en condiciones meteorológicas adecuadas y constituyeron la unidad de muestreo. Se trató de censar cada transecto una vez al mes, en cuatro períodos horarios del día, de 7 a 11 horas, de 11 a 14, de 15 a 18 y de 18 a 21 horas. Se registraron las observaciones de individuos de ciervo, gamo y corzo de la misma manera que en el Capítulo 1. Así, para cada observación se apuntó la distancia perpendicular a la línea del transecto y su composición por sexos y clases de edad: crías (hasta 1 año), varetos (machos de 1-2 años), machos adultos y hembras (mayores de 1 año). En el ciervo se diferenciaron además las hembras de entre 1 y 2 años. La distribución de los transectos, en el espacio y en el tiempo, y sus longitudes se muestran en los Apéndice 1. La estadística básica de los grupos de datos analizados, clasificados por estaciones, períodos horarios y sectores del área de estudio, se puede ver en el Apéndice 2.

Por tanto, para cada especie y clase de edad-sexo, se estudió la variabilidad temporal, por períodos horarios y estaciones, así como la variabilidad espacial a tres escalas, en un gradiente de grano grueso a fino: grandes áreas, sectores y hábitats. Los análisis de especie y clases de edad y sexo de ciervo y gamo se efectuaron a partir de las densidades (individuos/ha) obtenidas mediante el programa DISTANCE (Buckland *et al.* 1993). Las estimas de densidad para algunos transectos dieron coeficientes de variación muy elevados.

Tanto en estos casos como para los transectos con un número muy reducido de individuos observados, se obtuvieron las densidades correspondientes a partir de la recta de regresión entre los valores de densidad y del IKA (Índice kilométrico de abundancia: individuos/km; véase el Apéndice 3). De corzo se obtuvo un número de contactos excesivamente reducido para obtener estimas de densidad por los métodos convencionales, así como para efectuar muchos de los análisis estadísticos. La abundancia y distribución de esta especie se compara con las otras dos mediante IKAs.

Los datos de otoño e invierno registrados de 9 a 11 y de 11 a 14 horas se unieron con objeto de aumentar el tamaño de muestra, dado que las densidades obtenidas en ambos períodos horarios no diferían significativamente. Por la misma razón, también se unieron los datos de primavera y verano obtenidos entre las 11 y las 18 horas. De esta manera, los períodos del día considerados han quedado reducidos en otoño e invierno a la mañana (PM) y la tarde (ST), mientras que en primavera y verano se ha considerado la primera hora de la mañana (PM, de 9 a 11 h), la parte central del día (MD, de 11 a 18 h) y la última hora de la tarde (ST, de 18 a 21 h).

Puesto que no se disponía de un número igual de transectos por sector, período del día y estación, fue preciso eliminar algunos transectos para igualar los tamaños de muestra y efectuar un análisis no sesgado de estos factores. El criterio seguido fue eliminar aquellos transectos cuyas estimas de densidad se alejaban más del valor de la media. Se efectuaron análisis de varianza (ANOVA) de dos y tres factores para estudiar la variación estacional y la variabilidad a lo largo del día de las densidades de ciervo y gamo, así como su distribución por áreas y sectores. Las comparaciones entre las tres especies de cérvidos se hicieron también mediante ANOVAs, utilizando IKAs. Los análisis estacionales de ciervo se hicieron sin considerar los datos de la parte central del día (primavera y verano), ni los de primera hora de la mañana del verano, para eliminar la influencia de la menor detectabilidad durante estos períodos horarios. En el gamo, en cambio, se incluyeron los datos de los tres períodos de primavera y verano para efectuar los análisis estacionales, ya que no se observaron diferencias significativas entre períodos horarios. Para el estudio de la variabilidad horaria, se analizaron separadamente los cambios entre la mañana (PM) y la

tarde (ST) en las cuatro estaciones del año y entre la mañana (PM), la parte central del día (MD) y la última hora de la tarde (ST) en primavera y verano, dado que, como hemos visto, existen diferencias entre periodos horarios. Los resultados que se muestran proceden de datos sin transformar. En los casos en los que las variables no cumplían las condiciones de normalidad y homoscedasticidad (explorada mediante el test de Bartlett) requeridos por el ANOVA (Sokal y Rohlf 1980), se utilizaron tests no paramétricos (U de Mann-Whitney o test de Kruskal-Wallis). Cuando los ANOVAs mostraron efectos significativos, las diferencias entre cada par de comparaciones posibles se inspeccionaron mediante el test de Tukey para comparaciones múltiples (en el texto se señalan, sin especificar la p, las diferencias significativas cuando $p \leq 0,05$).

8.2.2. Uso y selección de hábitat

8.2.2.1. Caracterización del hábitat

La caracterización del hábitat se hizo por áreas y sectores, mediante los transectos de censo realizados en vehículo a lo largo del día y durante un ciclo anual. Para cada transecto se midió sobre un mapa de vegetación a escala 1:5.000 la longitud de intersección con cada hábitat atravesado a ambos lados. Se identificaron quince hábitats: 1) P, pinar (*Pinus pinaster*) con sotobosque; 2) PR, pinar (*P. pinea*) aclarado con las ramas dejadas en el suelo; 3) PS, pinar (*P. pinea*) aclarado con estrato herbáceo y sin matorral; 4) PD, pinar (*Pinus* spp.) muy denso; 5) PM, pinar (*Pinus* spp.) con estrato de matorral; 6) MA, monte alto mediterráneo con arbustos de Encina (*Quercus rotundifolia*), Quejigo (*Q. faginea*) y Madroño (*Arbutus unedo*) como especies dominantes; 7) MAB, monte mediterráneo degradado con arbustos dispersos; 8) M, monte bajo mediterráneo solo con matorral; 9) E, encinar de llanura; 10) V, vegetación ripícola, generalmente acompañada de Rebollo (*Q. pyrenaica*); 11) N, dehesa arbustiva de Quejigo a lo largo del río de las Navas; 12) DP, dehesa de 1-10% de cobertura sobre pastos; 13) DA, dehesa de 1-10% de cobertura sobre terreno arado; 14) D, dehesa con una cobertura media del 30%; 15) C, cultivos de cebada y avena. A partir de estos datos se estimó la composición del hábitat por transecto mediante

la longitud de intersección por Km recorrido para cada hábitat. Dicha composición se caracterizó mediante la riqueza (S) y la diversidad (H') de hábitats, la última calculada en bits por el índice de Shannon-Wiener (Magurran 1988). Se efectuó un análisis de componentes principales (ACP) para obtener una visión sintética de la variación de la composición de hábitats en el área de estudio, según áreas y sectores. Para conocer las diferencias en la disponibilidad del hábitat entre los sectores por los que se distribuían las tres especies, se efectuaron análisis de varianza (ANOVAs), siendo la unidad de muestreo el transecto.

8.2.2.2. *Análisis del uso y la selección de hábitat*

Para el estudio del uso y selección de hábitat se consideraron solamente las observaciones registradas dentro de la banda de ocultación estimada para cada tipo de hábitat (véase Capítulo 1). Con estas observaciones se calcularon índices de densidad, denominados a partir de ahora índices de uso (IU), para cada hábitat, de acuerdo con la fórmula $IU = N/2LW$, siendo N el número de observaciones dentro de banda, L la longitud de intersección de cada tipo de hábitat en los transectos y W la banda de ocultación. Los índices de uso se obtuvieron para cada transecto y se expresaron por km^2 .

La amplitud de uso del hábitat se calculó por transecto como $a=eH'$ (Hill, 1973), donde eH' es el antilogaritmo de la diversidad, calculada mediante la expresión de Shannon-Wiener. No obstante, dado que los transectos diferían en longitud y composición del hábitat, se utilizó un índice de amplitud corregida $A=eH'/eH'_{\text{máx}}$ (Hill, 1973, a partir de la fórmula de Pielou: Pielou 1969), donde $H'_{\text{máx}}$ es el máximo valor posible de la diversidad de hábitats en cada transecto y se calcula como el logaritmo de la riqueza de hábitats disponibles. Los valores de A próximos a 1 indican que los animales están equirrepartidos entre tipos de hábitat, mientras que los valores próximos a 0 indican concentración del uso sobre uno o unos pocos hábitats.

El solapamiento en el uso del hábitat efectuado por el ciervo y el gamo en la raña se calculó mediante el índice de Schoener (1970): $O_{jk}=1-1/2 \sum |p_{ij} - p_{ik}|$, donde O_{jk} es el

solapamiento entre las especies j y k , p_{ij} es la proporción de la especie j en el hábitat i , y p_{ik} es la proporción de la especie k en el hábitat i (en Hurlbert 1978 y Abrams 1980). Puesto que en este trabajo las muestras entre estaciones y otros bloques en comparación no eran idénticas, se emplearon las proporciones de los respectivos índices de uso, en vez de las proporciones de las frecuencias observadas.

La variación por estaciones de la amplitud de uso y de los índices de uso de cada hábitat se analizó mediante ANOVAs. Los datos de corzo no se analizaron a causa del bajo número de individuos detectados.

Estos análisis informan del uso relativo de cada tipo de hábitat, pero no del uso en relación a la disponibilidad de los hábitats. Se desaba saber si las poblaciones de ciervo y gamo efectuaban un proceso de selección del hábitat, es decir, si tenían preferencias por unos u otros hábitats, entendida ésta, de acuerdo con Johnson (1980), como una medida estandarizada de la diferencia entre los hábitats elegidos y el resto a igualdad de disponibilidad. Las preferencias se analizaron mediante comparación (χ^2 de bondad de ajuste) de las distribuciones de las frecuencias observadas y esperadas en cada tipo de hábitat para cada estación y sector. Se consideraron las frecuencias observadas de individuos de ciervo y gamo dentro de la banda de ocultación de cada hábitat. A partir de la suma de éstas para todos los hábitats y del porcentaje de superficie ($S=L \times W$, siendo W = la banda de ocultación) de cada tipo de hábitat, se obtuvieron las frecuencias esperadas. Los índices estandarizados de preferencia se calcularon para cada hábitat como la diferencia entre los valores porcentuales de las frecuencias observadas y las esperadas (Sinclair 1985).

8.2.2.3. Modelos predictivos de la abundancia de ciervo y gamo

Se analizaron las relaciones entre la abundancia de ciervo y gamo y la estructura del hábitat, con el fin de indagar la posibilidad de predecir el número de individuos de una u otra especie a partir de las medidas de los hábitats disponibles. Estas relaciones fueron

analizadas a escala anual y estacional, mediante análisis de regresión múltiple por pasos entre la abundancia de individuos de ciervo y de gamo por km (IKAs) y la longitud de intersección de cada tipo de hábitat con los transectos de censo.

8.3. Resultados

8.3.1. Variación espacio-temporal

8.3.1.1. *Distribución y variación estacional de la abundancia de ciervo, gamo y corzo*

El ciervo, el cérvido más abundante en Quintos de Mora, ocupó todo el territorio y se solapó con el gamo en la raña y con el corzo en el monte (Tabla 1). Las densidades totales de ciervo y gamo fueron significativamente distintas, mientras que la abundancia (IKAs) difirió significativamente entre los pares ciervo-gamo y ciervo-corzo, pero no entre el gamo y el corzo (Tabla 2).

	N	Ciervo				Gamo				Corzo			
		No	Ne	IKa±DE	D±DE	No	Ne	IKa±DE	D±DE	No	Ne	IKa±DE	
Q. Mora	93	92	53	5,86±6,35	0,26±0,28	48	36	1,32±1,31	0,04±0,07	14	28	0,03±0,05	
Monte	44	43	28	2,50±1,35	0,15±0,11	2*				12	28	0,03±0,05	
Raña	49	49	25	9,61±7,59	0,38±0,35	46	34	1,32±1,31	0,04±0,07	2			

Tabla 1. Distribución de las tres especies de cérvidos en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). N: Número total de transectos efectuados a lo largo de todo el año; No: número de transectos en los que se obtuvo al menos una observación para todo el área de estudio (Q. Mora) y en las dos grandes áreas diferenciadas (monte y raña); Ne: número de transectos utilizados en el estudio estacional; IKa y D: índice kilométrico de abundancia (nº de individuos/km) y densidad (nº de individuos/ha) con sus desviaciones estándar. Los transectos con observaciones de gamo señalados en el monte (*) se localizaron en las inmediaciones de la raña.

	Ciervo			Gamo			Corzo	
	N	IKA±DE	D±DE	N	IKA±DE	D±DE	N	IKA±DE
Otoño	14	5,75±6,62	0,28±0,28	6	1,57±1,70	0,05±0,09	8	0,04±0,07
Invierno	15	8,45±8,25	0,41±0,38	7	1,90±1,90	0,08±0,10	8	0,01±0,03
Primavera	16	4,46±4,98	0,16±0,13	14	1,19±0,85	0,04±0,04	8	0,02±0,04
Verano	8	3,96±2,44	0,16±0,12	9	0,90±1,09	0,03±0,05	4	0,07±0,08

Tabla 2. Distribución por estaciones de la densidad ($D \pm DE = n^\circ \text{ind/ha} \pm$ desviación estándar) y la abundancia ($IKA \pm DE = n^\circ \text{ind/Km} \pm$ desviación estándar) de cérvidos en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). N es el tamaño de muestra utilizado (número de transectos). ANOVA IKA: Fespecies $_{2,105}=17,3$, $p<0,001$. ANOVA D: Fespecies $_{1,81}=18,5$, $p<0,001$.

8.3.1.2. Variación espacial y estacional de la densidad de ciervo

El ciervo fue más abundante en la raña que en el monte durante todo el año ($F_{\text{áreas}}_{1,43}=11,1$, $p=0,002$), aunque esta diferencia fue especialmente grande durante el otoño y el invierno ($F_{\text{estaciones}}_{3,45}=4,08$, $p=0,012$; Fig. 1). La densidad de invierno fue significativamente superior a la de primavera, y la densidad de invierno en la raña mayor que la de primavera en la raña y que los cuatro valores de densidad en el monte.

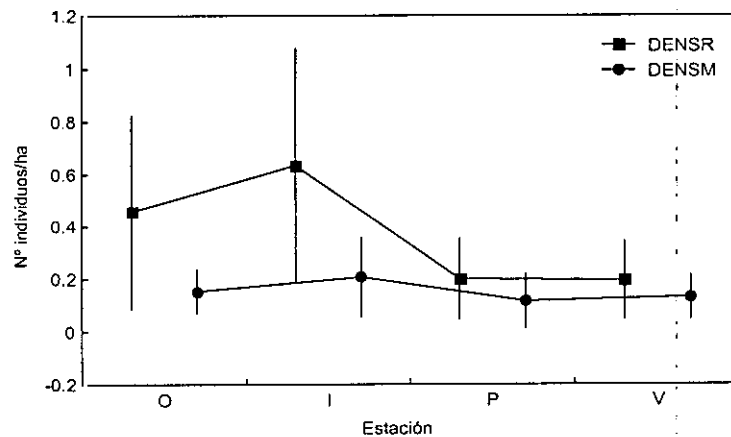


Figura 1. Variación de la densidad (ind/ha) de ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según estaciones (O: otoño, I: invierno, P: primavera, V: verano) y áreas (DENS: raña, DENS: monte).

El análisis de la densidad según clases de individuos mostró diferencias significativas entre estaciones, entre áreas y entre sectores, así como interacciones de todos estos factores sobre

la densidad (ANOVAs de tres factores: $p < 0.02$ en todos los casos). Las hembras adultas constituyeron la clase de individuos más numerosa y sus estimas fueron más elevadas en otoño y, sobre todo en invierno, justificando el incremento de la densidad total en estas épocas del año (Fig. 2). En el monte la variación entre estaciones fue escasa; de hecho, en ninguno de sus dos sectores (solana y umbra) hubo diferencias significativas entre clases de individuos en ninguna de las estaciones del año. Fue en la raña donde se produjeron los incrementos relevantes de densidad de hembras adultas en otoño y, sobre todo, en invierno, acompañadas de las crías. Sin embargo, las distintas clases de individuos no se distribuyeron homogéneamente en este área, sino que los incrementos de densidad observados se produjeron solamente en el sector de Las Navas (diferencias significativas con respecto al resto de clases de individuos de las hembras adultas y las crías, y entre éstas, en otoño y en invierno en Las Navas), mientras que las densidades de las distintas clases de individuos en el sector de Bermú fueron similares a las del monte (Fig. 2).

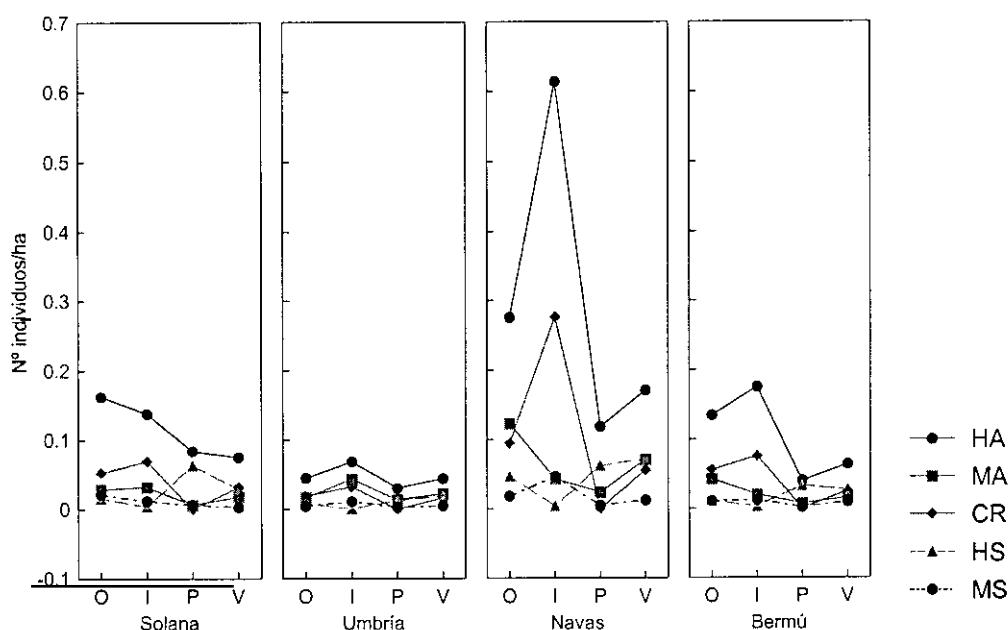


Figura 2. Variación de la densidad (ind/ha) de ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según clases de edad y sexo, estaciones y sectores del monte (solana, umbra) y de la raña (Las Navas, Bermú). HA: hembras adultas; MA: machos adultos; CR: crías (menos de 1 año); HS: hembras del segundo año; MS: machos del segundo año. ANOVA (Clase, Estación, Área): Clase, $F_{4,217}=26,44$, $p < 0,001$; Estación, $F_{3,217}=9,70$, $p < 0,001$; Área, $F_{2,217}=19,24$, $p < 0,001$; CxE, $F_{12,217}=4,47$, $p < 0,001$; CxA, $F_{4,217}=4,80$, $p < 0,002$). ANOVA (Clase, Estación, Sector): Sector, $F_{3,177}=18,10$, $p < 0,001$; el resto de los efectos principales e interacciones fueron significativos a $p < 0,001$.

8.3.1.3. Variación espacial y estacional de la densidad de gamo

Los tres factores analizados (estación, clase de individuo y sector) afectaron significativamente a la densidad de gamo (Fig. 3), así como también las interacciones entre ellos ($p \leq 0,04$ en todos los casos). Las hembras de gamo se comportaron estacionalmente de forma parecida a las de ciervo, es decir, en invierno se encontraron en densidades significativamente mayores que en el resto de las estaciones y clases de individuos. Para los machos adultos se observó una tendencia a una menor densidad en otoño, aunque sin diferencias significativas, mientras que en primavera fueron la clase más abundante (diferencias significativas solo para el par machos adultos-crías). Como en el caso del ciervo, toda la variación estacional de la abundancia registrada en la raña se produjo en el sector de Las Navas, mientras que en el Bermú las densidades fueron inferiores y muy homogéneas (Fig. 3). No obstante, solo se encontraron diferencias significativas en el uso de los sectores para las hembras adultas en invierno y para los machos adultos en primavera.

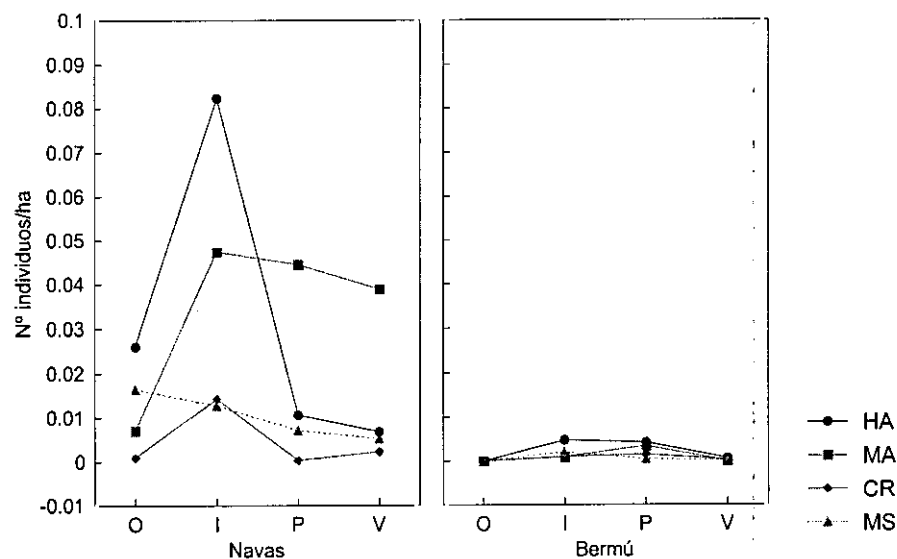


Figura 3. Variación de la densidad (ind/ha) de gamo en Quintos de Mora (1986-1987) por estaciones, clases de individuos (HA, hembras adultas; MA, machos adultos; CR, crías -menos de 1 año; MS, machos del segundo año) y sectores de la raña (Las Navas y Bermú). ANOVA (Estación, Clase, Sector): Estación, $F_{3,102}=4,04$, $p=0,009$; Clase, $F_{3,102}=5,82$, $p=0,001$; Sector, $F_{1,102}=34,29$, $p<0,001$.

8.3.2. Diferencias interespecíficas en el uso del espacio y del hábitat

8.3.2.1. Caracterización del hábitat

El análisis de componentes principales efectuado con los valores de disponibilidad por tipos de hábitat en los transectos de censo realizados en todo el área de estudio explicó el 76,6% de la varianza con los dos primeros factores (Tabla 3). El primer factor, que explicó el 59% de la varianza, diferenció el monte de la raña, áreas de distribución del corzo y del gamo respectivamente. El segundo factor diferenció el pinar con matorral y el pinar con ramas en el suelo, mucho más abundantes en el sector Bermú de la raña (Fig. 4).

Hábitat	Factor 1	Factor 2	Factor 3
P	-0,376	-0,305	-0,843
PR	0,275	0,842	-0,149
PS	0,930	0,116	0,099
PD	0,860	0,046	0,213
PM	0,397	0,818	0,269
MA	-0,955	-0,211	-0,066
MAB	-0,943	-0,171	0,054
M	-0,890	-0,112	0,393
E	0,743	0,314	-0,244
V	-0,888	0,083	0,402
N	0,755	-0,574	0,232
DP	0,814	-0,070	-0,232
DA	0,754	-0,285	-0,129
D	0,729	-0,595	0,225
C	0,811	-0,371	0,203
Autovalor	8,907	2,586	1,459
% Var. Expl.	59,378	17,243	9,729

Tabla 3. Resultados del ACP realizado para caracterizar la distribución por áreas y sectores de los hábitats disponibles en Quintos de Mora. P: pinar con sotobosque, PR: pinar aclarado con las ramas dejadas en el suelo, PS: pinar con estrato herbáceo sin matorral, PD: pinar denso, PM: pinar con matorral, MA: monte alto mediterráneo, MAB: monte con arbustos dispersos, M: monte bajo de matorral, E: encinar de llanura, V: vegetación ripícola en fondo de valle, N: dehesa arbustiva en el río de las Navas, DP: dehesa 1-10% de cobertura sobre pastos, DA: dehesa 1-10% de cobertura sobre tierra arada, D: dehesa (30% de cobertura), C: cultivos de cebada y avena.

Los transectos muestreados en las áreas de monte y raña presentaron una riqueza y una diversidad de hábitats significativamente distinta, con valores mínimos en el monte y máximos en la raña (ANOVA riqueza: $F_{1,66}=22,55$, $p<0,001$; ANOVA diversidad: $F_{1,66}=90,78$, $p<0,001$; Tabla 4). Desde el punto de vista de la composición del hábitat, en el monte dominó el monte alto mediterráneo, la vegetación ripícola de fondo de valle, el monte con arbustos dispersos y el pinar con sotobosque. En la raña dominaron el pinar sobre pasto sin matorral, el pinar con matorral y la dehesa. Por último, el conjunto del área de estudio se caracterizó por la dominancia del monte alto, de vegetación ripícola de fondo de valle y de pinares con matorral y sin matorral (Tabla 4).

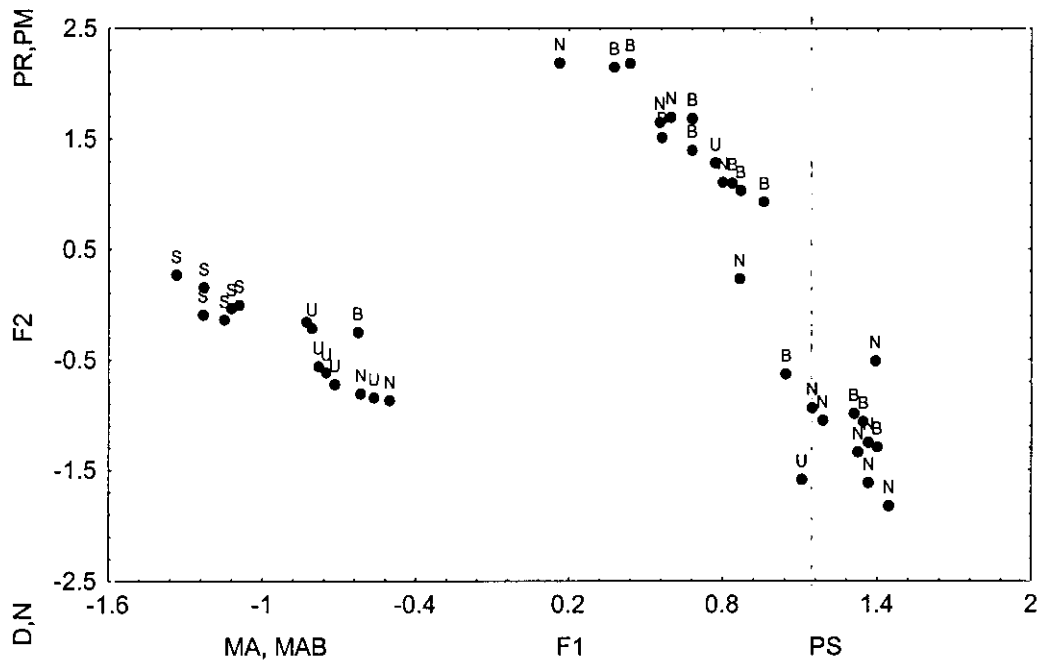


Figura 4. Situación de los transectos realizados en cada sector de Quintos de Mora (S: solana, U: umbría, N: Las Navas, B: Bermú) en el espacio factorial definido por los dos primeros factores del ACP realizado con la matriz de composición del hábitat (véase la Tabla 3).

Dentro de cada área se encontraron diferencias entre sectores, tanto en la estructura como en la composición del hábitat. El mayor número de hábitats se encontró en el Bermú, seguido de la umbría, mientras que la solana fue el sector con menor representación de tipos de hábitats (Tabla 4; ANOVA entre sectores $F_{3,64}=130,89$, $p<0,001$, todos los tests de Tukey con $p<0,01$). Sin embargo, la diversidad fue superior en los dos sectores de la raña que en los del monte (Tabla 4; $F_{3,64}=80,01$, $p<0,001$, todos los tests Tukey con $p<0,001$).

excepto N-B: n.s.), si bien en este área la diversidad de hábitats de la umbría fue significativamente superior a la de la solana. La disponibilidad de hábitats no fue demasiado concordante entre la umbría y la solana (r Spearman= 0,56, $p=0,03$, $n=13$ tipos de hábitat) y se observó una tendencia en el mismo sentido entre Las Navas y Bermú ($rS=0,47$, $p=0,08$, $n=13$). La solana se caracterizó por la dominancia del monte alto mediterráneo (MA) y sus etapas de degradación (MAB y M), el hábitat ripícola (V) y pinares con matorral (PM). En la umbría, el matorral (M) fue menos abundante y dominó el monte alto, seguido del pinar con sotobosque arbustivo mediterráneo (P). Las diferencias también fueron relevantes entre Las Navas y el Bermú, que solo coincidieron en la dominancia del pinar aclarado sobre pastos y sin matorral (PS). En las Navas destacaron las dehesas más desarrolladas y de mayor cobertura (D y N), mientras que en el Bermú dominaron diferentes estados del pinar (pinar con matorral -PM, y pinar aclarado con las ramas en el suelo -PR) y el matorral con encinas y quejigos arbustivos (E).

	Total	Monte	Solana	Umbría	Raña	Navas	Bermú
P	0,06±0,11	0,13±0,13	0	0,25±0,05	0	0	0
PR	0,06±0,08	0,02±0,03	0,01±0,01	0,03±0,04	0,08±0,09	0,01±0,03	0,16±0,07
PS	0,10±0,10	0,01±0,01	0	0,01±0,00	0,19±0,04	0,21±0,05	0,18±0,03
PD	0,02±0,02	0	0	0	0,04±0,01	0,04±0,02	0,03±0,01
PM	0,12±0,11	0,05±0,05	0,10±0,01	0	0,18±0,11	0,09±0,06	0,27±0,06
MA	0,17±0,17	0,32±0,04	0,34±0,05	0,32±0,03	0,01±0,01	0	0,01±0,00
MAB	0,09±0,08	0,16±0,04	0,17±0,03	0,13±0,03	0,01±0,01	0,01±0,01	0,02±0,01
M	0,03±0,04	0,07±0,03	0,10±0,01	0,04±0,01	0	0	0
E	0,05±0,05	0,01±0,01	0	0,03±0,01	0,08±0,04	0,06±0,03	0,10±0,04
V	0,10±0,09	0,17±0,08	0,24±0,02	0,09±0,01	0,02±0,03	0	0,05±0,01
N	0,04±0,06	0	0	0	0,08±0,07	0,15±0,03	0,01±0,01
DP	0,05±0,04	0,02±0,02	0	0,03±0,02	0,08±0,04	0,09±0,04	0,07±0,03
DA	0,02±0,02	0,01±0,02	0	0,01±0,02	0,04±0,02	0,05±0,02	0,03±0,02
D	0,05±0,08	0,01±0,01	0	0,01±0,00	0,11±0,09	0,18±0,04	0,02±0,02
C	0,06±0,03	0,04±0,01	0,04±0,01	0,04±0,01	0,07±0,02	0,09±0,02	0,06±0,02
N	68	34	18	16	34	16	18
S	10,2±2,50	9,0±2,7	6,6±0,5	11,5±1,03	11,1±1,8	10,1±1,3	12,6±0,9
H'	2,70±0,33	2,45±0,27	2,25±0,04	2,68±0,16	2,95±0,17	2,95±0,14	2,95±0,22

Tabla 4. Composición media del hábitat en Quintos de Mora por áreas (monte y raña) y sectores (solana, umbría, Las Navas y Bermú) durante el período de estudio (otoño 1986-verano 1987). Se dan los valores medios y desviaciones estándar de la intersección de cada hábitat/km de transecto, así como de la riqueza (S) y de la diversidad (H') de hábitats. Véase la Tabla 3 para las siglas de los hábitats, $n=$ nº de transectos.

8.3.2.2. Amplitud y solapamiento de hábitat

Los ciervos efectuaron un uso significativamente más amplio del hábitat en su área de distribución que los gamos en la suya (ciervo: $n=53$, $A=0,22$; gamo: $n=30$, $A=0,09$; $F_{1,81}=30,75$, $p<0,001$). En ambas especies la amplitud media de hábitat fue reducida, indicando una concentración del uso en determinados tipos de hábitats. No se encontraron diferencias significativas entre estaciones en ninguna de las dos especies (ciervo $F_{3,49}=0,11$, $p=0,95$, gamo $F_{3,26}=0,88$, $p=0,46$). En la raña la amplitud de hábitat del ciervo mostró una aparente tendencia al descenso en primavera y verano (Fig. 5; $F_{3,21}=1,77$, $p=0,18$). En la raña, en el conjunto anual, se mantuvieron las diferencias significativas entre ambas especies ($F_{1,47}=22,67$, $p<0,001$).

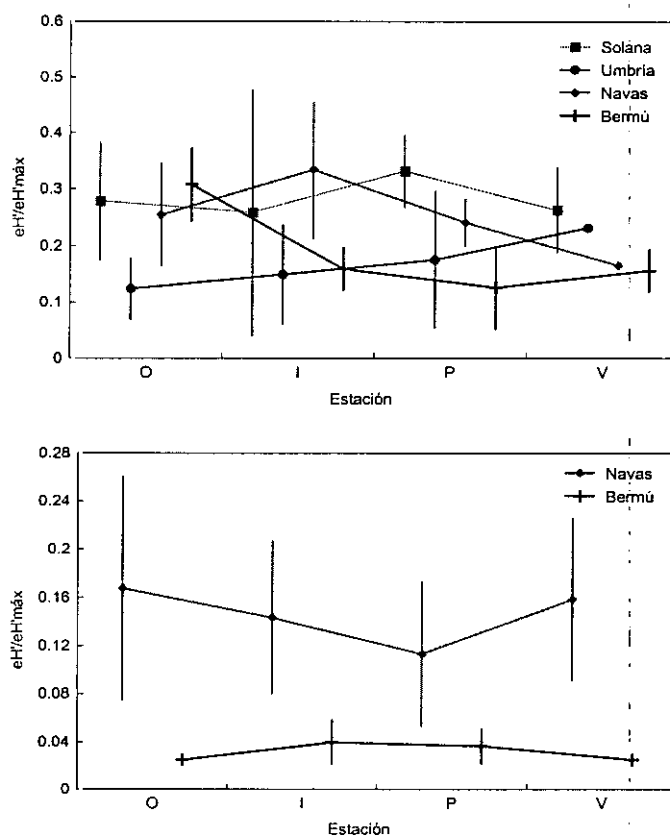


Figura 5. Variación de la amplitud de uso del hábitat por el ciervo (arriba) y el gamo (abajo) en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987), según estaciones y sectores de sus áreas de campeo. Los valores anuales se indican entre paréntesis. Valores anuales de A en el ciervo ($\bar{x} \pm DE$): solana= $0,29 \pm 0,13$, umbria= $0,16 \pm 0,08$, Las Navas= $0,26 \pm 0,09$, Bermú= $0,17 \pm 0,08$; en el gamo: Las Navas= $0,14 \pm 0,07$, Bermú= $0,03 \pm 0,01$).

La amplitud de uso del hábitat difirió para ambas especies entre sectores de sus áreas de distribución (Fig. 5); en el ciervo fue mayor en la solana y en Las Navas ($F_{3,49}=5,79$, $p=0,02$) y en el gamo en Las Navas que en Bermú ($F_{1,28}=31,46$, $p<0,001$). La interacción entre el factor sector y el factor estación no fue significativa en ninguna de las dos especies. El solapamiento en el uso del hábitat en la raña, donde coinciden ambas especies, fue mínimo en primavera y máximo en verano, pero no llegó a diferir significativamente (test de Kruskal-Wallis: $H_{3,19}=6,12$, $p=0,11$; Fig. 6). A escala anual, el solapamiento fue mayor en el sector del Bermú que en las Navas ($0,55\pm0,23$ y $0,32\pm0,26$, respectivamente; $H_{3,19}=3,530$, $p=0,06$).

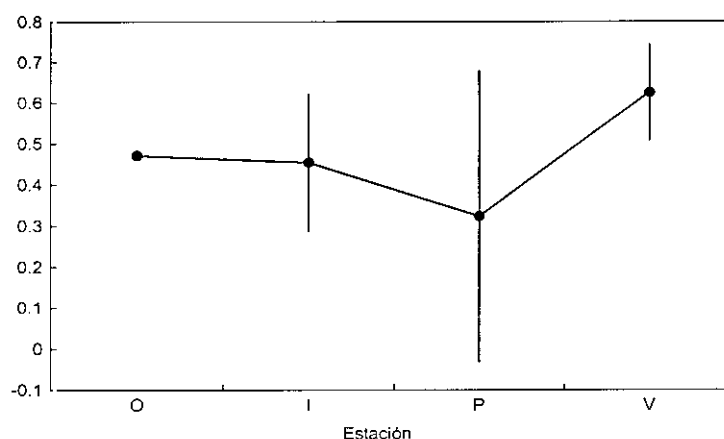


Figura 6. Solapamiento (valores medios \pm DE) por estaciones en el uso del hábitat efectuado por el ciervo y por el gamo en la raña de Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). La desviación estandar correspondiente al solapamiento de otoño fue muy baja (0,04).

8.3.2.3. *Uso y selección del hábitat por el ciervo*

El ciervo hizo un uso distinto de los hábitats en cada estación (ANOVA 2 factores: Hábitat, $F_{14,518}=5,34$, $p<0,001$; Estación x Hábitat: $F_{42,518}=1,80$, $p<0,002$; Fig. 7; Apéndice 4). Los hábitats más utilizados en el ciclo anual estudiado fueron los cultivos (C), las dehesas claras sobre pastos (DP) y los pinares con matorral (PM) (Tabla 5). Por su parte, los hábitats utilizados de forma más constante a lo largo del año fueron el monte alto

mediterráneo (MA), el pinar de la umbría con sotobosque mediterráneo (P) y los fondos de valle (V). En el otoño destacó el uso de las dehesas, sobre todo a lo largo del río de las Navas y, en menor medida, el monte alto con arbustos (MAB), que fue más utilizado en otras épocas del año. En invierno destacó sobre otras estaciones el uso de los cultivos (C) y de los hábitats con pastos (dehesas claras, DP, y pinar sin matorral, PS) y con matorral mediterráneo (encinar de llanura con matorral, E, y pinar con matorral, PM). El monte alto mediterráneo (MA) se utilizó más en primavera, época en la que también se hizo un uso importante de las dehesas claras (DP) y se utilizaron los pinares más densos (PD), en mucha menor medida, pero de forma casi exclusiva en el contexto anual. En el verano destacó el uso del monte bajo mediterráneo (M), y también de los cultivos (C) y de los pinares en tratamiento con las ramas cortadas y dejadas en el suelo (PR).

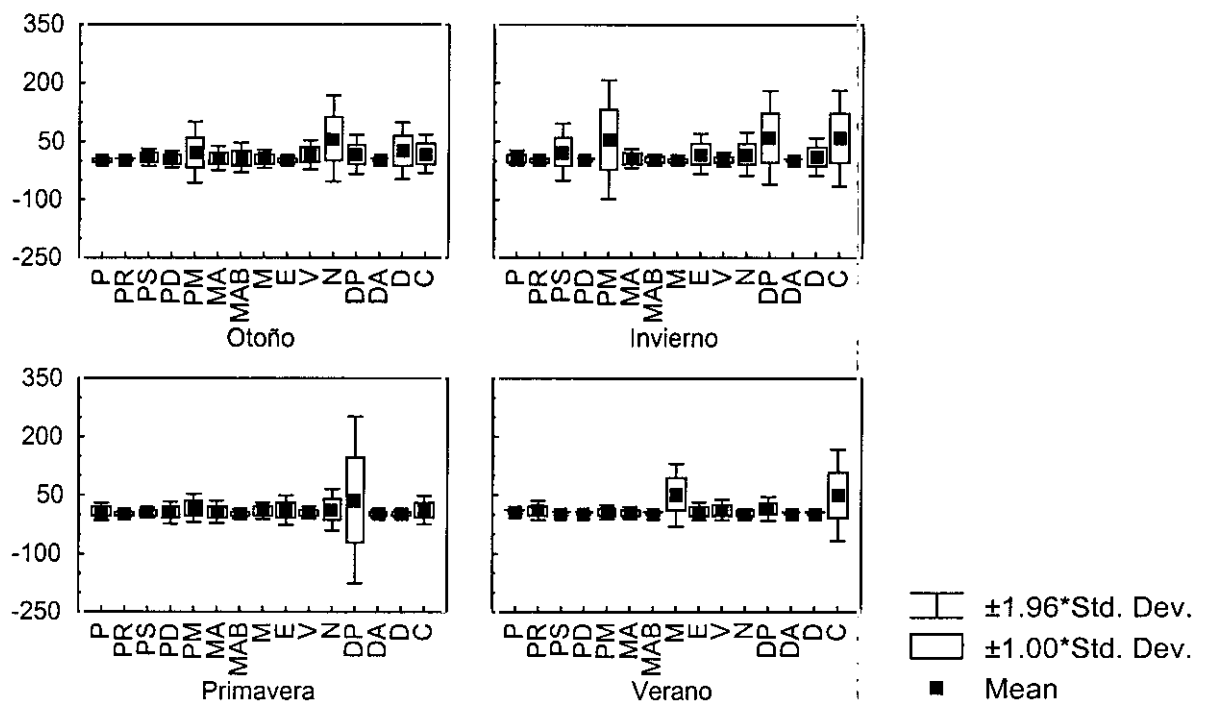


Figura 7. Uso del hábitat por el ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según estaciones. Se representan los índices de uso (individuos/km²) para cada tipo de hábitat (véanse las siglas en la Tabla 3).

Los análisis de selección de hábitat matizaron los resultados proporcionados por los índices de uso (IU), apuntando cambios en las preferencias de hábitat según estaciones y sectores (Tabla 5). De hecho, 15 de los 16 tests de bondad de ajuste realizados (4 estaciones x 4 sectores) fueron significativos: χ^2 , con 5 a 13 g.l., $p < 0,001$ en todos los tests salvo el de primavera en la solana, no significativo. En la solana el monte arbustivo fue preferido en otoño e invierno y los fondos de valle la mayor parte del año, pero especialmente en la época estival; los cultivos fueron seleccionados todo el año, excepto en invierno. En la umbría destacó la selección por las pequeñas áreas de dehesa en otoño e invierno. El monte arbustivo fue seleccionado en otoño y los matorrales en verano, mientras que los cultivos lo fueron todo el año. En el sector de Las Navas, las dehesas del río fueron seleccionadas en otoño y en primavera. En invierno seleccionaron dehesas y pinares, pero aquí y sobre todo en verano, prefirieron los cultivos. En el Bermú fueron especialmente importantes las dehesas claras y, nuevamente en invierno y en verano, los cultivos.

		P	PR	PS	PD	PM	MA	MAB	M	E	V	N	DP	DA	D	C
Otoño	S	0	0	0	0	-8,93	-29,46	16,06	0	0	12,50	0	0	0	0	9,81
	U	-6,74	0	-2,24	0	0	-24,72	14,60	-2,24	3,37	7,86	0	0	-12,36	16,85	5,61
	N	0	-1,78	-7,87	-1,04	-5,79	-0,14	-0,29	0	-2,97	-0,44	40,12	-11,44	-5,64	-0,44	-2,22
	B	0	-2,63	2,10	-0,52	-3,15	0,52	-0,52	0	-7,89	1,05	-1,05	15,26	-3,15	2,63	-2,62
Invierno	S	0	0	0	0	-0,03	-0,17	0,5	0,03	0	0	0	0	0	0	-0,23
	U	-1,73	0	-2,89	0	0	-26,01	-8,09	-1,73	-1,73	-2,89	-1,15	29,48	-2,31	1,73	17,33
	N	0	-0,63	6,53	-0,84	6,85	-0,21	-0,42	0	-0,10	0	-4,84	6,42	-3,79	-15,7	6,74
	B	0	-9,04	-17,95	-1,44	-4,91	-0,72	-1,07	0	-2,60	-1,99	-1,68	12,88	3,83	1,06	23,61
Primavera	S	0	-1,37	0	0	9,46	-19,73	0,15	3,68	0	1,51	0	0	0	0	6,28
	U	5,33	-5,33	-2,66	0	0	-9,33	-10,67	0	0	0	0	0	0	-2,66	25,33
	N	0	0	-0,71	0	5,67	0,70	-0,70	0	2,83	0	22,34	-2,84	-4,60	-11,35	-11,35
	B	0	-7,45	-16,23	-0,87	0,43	-0,43	-1,316	0	-2,63	-1,31	-1,75	39,47	-4,38	-1,31	-2,19
Verano	S	0	2,57	0	0	-13,37	-14,04	-15,48	10,75	0	27,67	0	0	0	0	1,9
	U	-6,29	0	-3,1	0	0	-11,72	-4,7	10,2	0	-5,44	-1,6	-0,81	-2,3	-2,3	28,08
	N	0	0	-16,13	-0,51	3,59	0	0	0	-7,06	0	-2,98	-9,48	-10,97	-12,91	56,44
	B	0	-1,73	-16,19	-0,57	-9,82	-0,57	-1,15	0	-4,04	1,73	-2,89	12,13	-7,51	-1,15	31,78

Tabla 5. Índices de selección estacional de cada tipo de hábitat por sectores del área de distribución del ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986 - verano 1987). En negrita se indican los valores de selección con una desviación con respecto a lo esperado superior al 20%.

8.3.2.4. Uso y selección del hábitat por el gamo

No se apreciaron diferencias significativas de uso entre hábitats ni en el conjunto del año ni entre estaciones ($F_{10,319}=1,31$, $p=0,23$; $F_{30,319}=0,94$, $p=0,56$; Apéndice 4). Los hábitats más usados en el cómputo anual (Fig. 8) fueron las dehesas más desarrolladas (D), los pinares densos (PD) y los cultivos (C), mientras que los pinares con ramas en el suelo (PR), los encinares de la raña (V) y los arroyos (V) no se utilizaron. El uso de los pinares densos fue mayor por el gamo que por el ciervo, pero en ambas especies se realizó exclusivamente en primavera. Por el contrario, los hábitats que se utilizaron de forma más equirrepartida a lo largo del año fueron los cultivos, los pinares sin matorral (PS) y las dehesas (D). A pesar de ello, destacó el uso de estas dehesas en otoño. En invierno dominó el uso de los cultivos, como en el caso del ciervo. En primavera se duplicó el uso de las dehesas claras sobre pastos (DP), a diferencia de las que se roturaron (DA), que fueron evitadas. Por último, las dehesas (D) y los cultivos fueron los hábitats que registraron un mayor uso en verano.

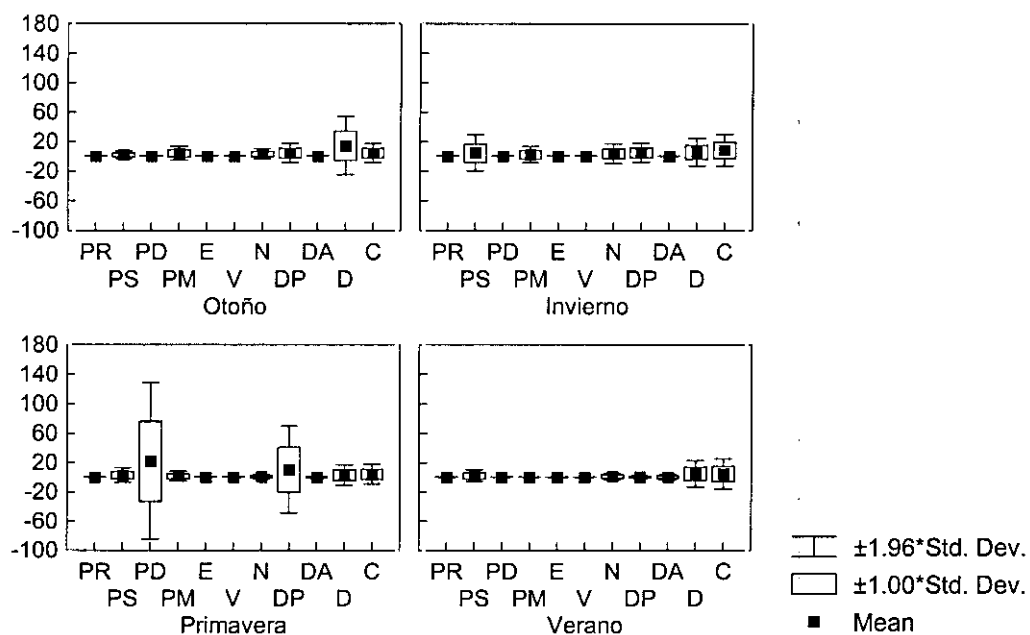


Figura 8. Uso del hábitat por el gamo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). Se representan los índices de uso (individuos/km²) para cada tipo de hábitat (véanse las siglas en la Tabla 3).

Los análisis demostraron la existencia de preferencias de hábitat en todas las combinaciones de estación por sector (χ^2 , con 8 a 12 g.l., y $p < 0,001$ en los 8 tests efectuados). Los patrones de selección fueron en general bastante más marcados que en el ciervo (Tabla 6). Destacaron la fuerte preferencia por las dehesas de mayor cobertura (D), pinares sin matorral (PS) y pinares densos (PD) en el sector de las Navas y por las dehesas claras (DP) y cultivos (C) en el Bermú. Se observó un rechazo casi sistemático de los pinares con matorral (PM) y, en menor medida, por las dehesas claras sobre arados (DA) y por las del río de las Navas (N), estas últimas especialmente preferidas por el ciervo.

		PS	PD	PM	N	DP	DA	D	C
Otoño	N	-10,2	-0,79	-4,99	0,77	-12,27	-6,05	37,90	0,97
	B	-17,88	-0,81	-41,19	-3,41	91,23	-3,17	-1,17	-11,45
Invierno	N	15,20	-0,78	-0,48	-0,41	-0,06	-3,78	-0,99	-3,72
	B	-24,06	-1,43	-23,66	-1,64	9,68	-0,64	16,96	44,85
Primavera	N	18,17	11,76	-6,07	-11,65	-4,70	-8,05	6,97	-1,46
	B	-25,27	-0,65	8,97	-2,28	29,83	-6,22	-1,12	16,77
Verano	N	6,86	-1,03	-5,22	-7,10	-8,13	-6,91	32,50	-6,09
	B	-24,19	-0,73	-18,58	-3,05	-4,07	-8,08	-1,05	78,39

Tabla 6. Índices de selección estacional de cada tipo de hábitat por sectores del área de distribución del gamo en Quintos de Mora (otoño 1986 - verano 1987).

8.3.2.5. Modelos predictivos

Se encontró una regresión significativa entre el número de individuos de ciervo y gamo por km (IKA) y la composición por hábitats de los transectos de censo (ciervo: $R^2=0,43$, $r=0,65$, $F_{8,48}=9,00$, $p < 0,001$; gamo: $R^2=0,29$, $r=0,54$, $F_{1,31}=12,73$, $p < 0,001$). La abundancia de ciervos, para el conjunto anual, incrementaba con el aumento de la disponibilidad de dehesas claras y más desarrolladas sobre pastos y decrecía con el aumento de disponibilidad de dehesas claras sobre terreno arado, monte alto mediterráneo y pinares densos (Tabla 7). Estacionalmente, también se obtuvieron para el ciervo regresiones

significativas, excepto en el verano (otoño: $R^2=0,43$, $r=0,66$, $F_{1,12}=9,18$, $p<0,01$; invierno: $R^2=0,61$, $r=0,78$, $F_{2,12}=9,42$, $p<0,003$; primavera: $R^2=0,36$, $r=0,60$, $F_{1,14}=7,86$, $p<0,01$). Los ciervos incrementaban su abundancia en otoño en las áreas más extensamente cruzadas por el río de las Navas, ocupado por dehesas de mediano desarrollo. En invierno eran más abundantes donde se encontraban las mayores extensiones de dehesas claras y también de fondos de valle. Por último, en la primavera, incrementaba la abundancia donde eran más extensos los pinares con matorral. El modelo de regresión con los datos anuales de gamo tuvo una capacidad explicativa baja, pero el resultado es coherente con los resultados anteriores para esta especie, observándose un aumento de la abundancia al incrementar la extensión de las dehesas claras (DP, Tabla 7).

	Variable	B	DE	B *	t	P	R ²
Ciervo anual	Interc=14,36		2,68		5,36	0,001	
	N	57,13	0,16	0,58	3,65	0,001	0,17
	DA	-162,44	0,15	-0,60	-3,91	0,001	0,27
	MA	-30,54	0,21	-0,77	-3,64	0,001	0,36
	PD	-141,41	0,19	-0,47	-2,44	0,02	0,43
C- Otoño	Interc=2,14		1,10		1,94	0,08	
	N	40,08	13,23	0,66	3,03	0,01	0,43
C-Invierno	Interc=-7,96		5,15		-1,55	0,15	
	DP	228,84	54,81	1,20	4,18	0,001	0,41
	V	63,57	25,31	0,72	2,51	0,03	0,61
C- Primavera	Interc=1,66		1,56		1,07	0,30	
	PM	28,77	10,26	0,60	2,80	0,01	0,36
Gamo	Interc=-0,33		0,52		-0,64	0,53	
	DP	22,00	6,17	0,54	3,57	0,001	0,29

*Valor estandarizado

Tabla 7. Resultados de los análisis de regresión múltiple por pasos entre la abundancia de ciervo y gamo (individuos por km, IKA, variable dependiente) y la disponibilidad de los distintos tipos de hábitat en sus respectivas áreas de distribución (monte y raña para el ciervo y solo raña para el gamo).

8.3.3. Variación espacio-temporal: el período diario

No se dispone de datos suficientes de corzo para analizar la variación de sus observaciones a lo largo del día. Los escasos datos disponibles no arrojaron diferencias aparentes entre

horas en el conjunto anual (Apéndice 2).

Tanto para el ciervo como para el gamo las densidades registradas por la mañana y por la tarde fueron similares a lo largo del año (Ciervo: $F_{1,48}=0,44$, $p=0,51$; Gamo: $F_{1,21}=0,60$, $p=0,4$; la interacción período horario-estación no fue significativa en ninguna de las dos especies; Fig. 9). Sin embargo, en primavera y verano, estaciones en las que se pudo analizar tres periodos horarios, la densidad de ciervo fue significativamente superior a última hora de la tarde con respecto al período central del día ($F_{2,33}=3,61$, $p=0,04$), pero la de gamo no mostró diferencias significativas ($F_{2,17}=1,12$, $p=0,35$); no obstante, en todos los casos se apreció una tendencia a observar mayores densidades por la tarde (Fig. 9).

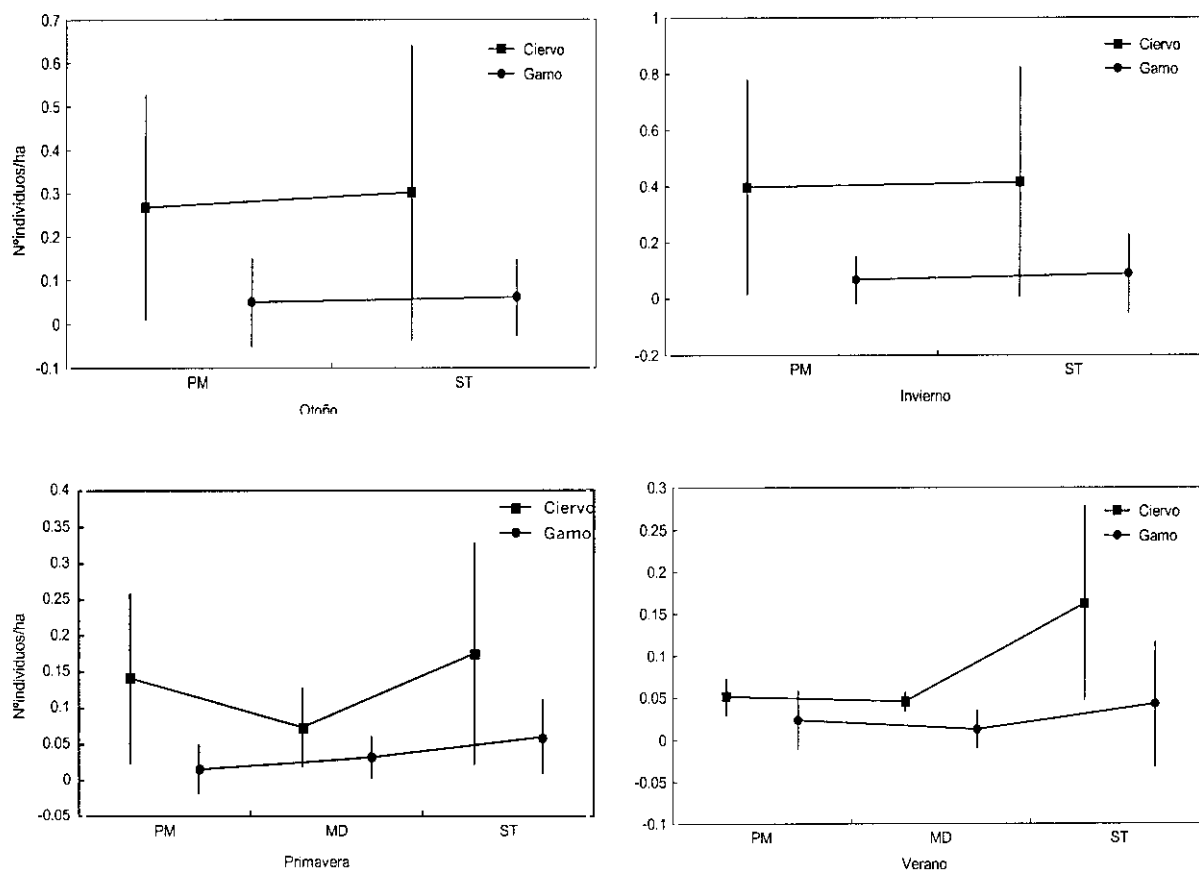


Figura 9. Variación diaria de las estimas de densidad (individuos/ha) de ciervo y gamo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987), en otoño e invierno: PM (9-14 h) y ST (15-18 h) y en primavera y verano: PM (9-11 h), MD (11-18 h), ST (18-21 h).

El solapamiento en el uso del hábitat por ambas especies fue significativamente mayor a última hora de la tarde que a primera hora de la mañana (test de Kruskal-Wallis, $H_{1,19}=5,05$, $p=0,025$; Fig. 10).

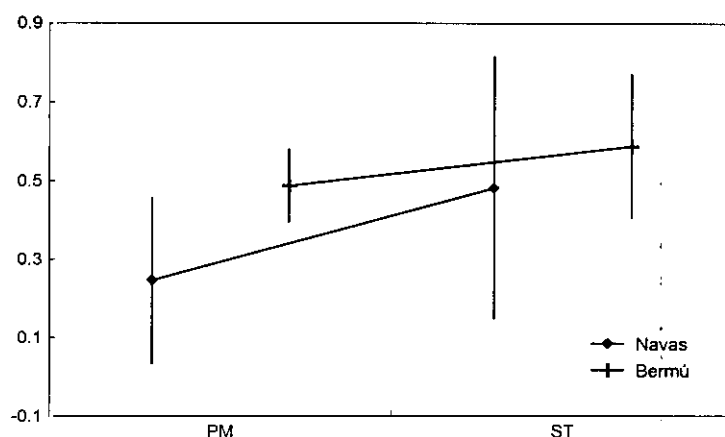


Figura 10. Solapamiento anual en el uso del hábitat por el ciervo y el gamo en los dos sectores de la raña (Las Navas y Bermú) a primera hora de la mañana y a última de la tarde.

8.4. Discusión

8.4.1. Influencia del ambiente y la gestión en la segregación interespecífica

Las densidades o abundancias relativas de las tres especies, ciervo, gamo y corzo, así como su distribución en Quintos de Mora, se ajustaron a lo esperado de acuerdo con el conocimiento disponible de la influencia de los factores ambientales sobre estos cérvidos y sus requerimientos y capacidades para adaptarse al territorio. El ciervo fue la especie más abundante, como consecuencia de una gestión, extendida en las grandes fincas acotadas de caza del centro y sur de la Península, que ha favorecido densidades muy elevadas, del orden de los 30 ind/100 ha (Alvarez 1988, Braza *et al.* 1989, Braza *et al.* 1994). Por el contrario, el gamo y el corzo se encontraron en densidades muy bajas, pero mientras el gamo fue introducido y se ha controlado su tendencia expansiva (Rodríguez Vigal, com.

pers.), la abundancia del corzo parece estar ajustada a la máxima que le permite el medio. De acuerdo con Sáez-Royuela y Tellería (1991) la xericidad es el factor limitante para el corzo en la Región Mediterránea, donde la especie alcanza sus mayores densidades en las zonas montanas. De hecho, las densidades de corzo en bosques mediterráneos del centro y sur de la Península tienden a ser inferiores a las de los bosques atlánticos o eurosiberianos de latitudes septentrionales (Aragón *et al.* 1995, Tellería y Virgós 1997). Estos resultados precisamente parecen justificar que las densidades de corzo encontradas en las sierras de Cádiz y Málaga sean parecidas a las registradas en la submeseta norte española (la media de ambas está próxima a 5 ind/100 ha; Sáez-Royuela y Tellería 1991, Braza *et al.* 1994 y Delibes-Senna 1996), dadas las elevadas precipitaciones de estas sierras andaluzas. Las precipitaciones en Quintos de Mora son inferiores a las registradas en las dos áreas comparadas anteriormente (Ortuño y De la Peña 1978), ya que no llega el supramediterráneo y la influencia atlántica es muy limitada, de manera que las áreas con mayor humedad se restringen a los fondos de valle. El corzo aparece asociado a estos fondos de valle en Quintos de Mora, coincidiendo con los datos de Azorit y Muñoz-Cobos (1997) en Jaén, quienes destacan la distribución fragmentada de esta especie en el mesomediterráneo continental. Desde el punto de vista biogeográfico, la localidad de estudio está situada en la periferia del área de distribución del corzo (Braza *et al.* 1989), en el extremo oriental de los Montes de Toledo, y las bajas densidades encontradas pueden estar determinadas por condiciones ambientales subóptimas para esta especie (Tellería y Virgós 1997).

La segregación espacial del gamo y el corzo, ocupando la raña y el monte, respectivamente, y el papel del ciervo solapando con ambas especies al extenderse por todo el área de estudio, es consistente con el patrón de distribución descrito por Batcheler (1960) para estas tres especies. Las diferencias en su grado de especialización por el uso de los recursos se tradujeron, de acuerdo con Venier y Fahrig (1998), en una relación positiva entre la distribución y la abundancia de cada una. Siguiendo esta hipótesis, el ciervo, una especie con capacidad para explotar la amplia oferta de recursos disponibles en Q. Mora, tanto por la cantidad como por la distribución de hábitats, podría, sin la interferencia del manejo de

población, alcanzar una densidad muy superior a la de las otras dos especies, debido a una supervivencia y reproducción creciente (Adler y Wilson 1987, Fahrig y Paloheimo 1988).

8.4.2. Efectos del hábitat sobre la distribución de cada especie

Batcheler (1960) encontró que los cambios de densidad en ciervo, gamo y corzo, respondían a cambios de la estructura forestal, concentrándose los gamos en los rodales de bosque con claros, árboles de mayor diámetro y estrato herbáceo, mientras que los corzos eran más abundantes en las primeras etapas de crecimiento de las repoblaciones y los ciervos tenían un comportamiento ubiquista, coincidiendo con Chard *et al.* (1956) (en Batcheler 1960). También Clutton-Brock y Albon (1989) constataron la importancia de las repoblaciones forestales para la expansión del corzo en Escocia durante el presente siglo, ya que después de la destrucción de los bosques viejos, el corzo no colonizó las colinas deforestadas, como lo hizo el ciervo, quedando relegado a fragmentos forestales dispersos. En las sierras de Cádiz y Málaga la densidad de corzo disminuye conforme los hábitats se hacen más abiertos (Braza *et al.* 1994). Así Delibes-Senna (1996) concluyó que en Grazalema el refugio era el factor del hábitat determinante de la distribución de los corzos y destacó la importancia de una combinación adecuada de la cobertura subarborescente y de la topografía, que proporcionara una elevada cobertura de ocultación, coincidiendo con los resultados de Tufto *et al.* (1996). En Quintos de Mora, el monte proporciona una cobertura de ocultación mucho mayor que los hábitats con matorral de la raña, puesto que a las mayores coberturas subarborescentes y arbustivas se añade el efecto de la pendiente (Álvarez 1988). El mayor número de contactos de corzo se registró en los fondos de valle y en el monte alto, con abundantes arbustos y un estrato de matorral abierto, sugiriendo que el corzo selecciona los hábitats que le proporcionan refugio y satisfacen además sus requerimientos energéticos (Kay 1982, Tufto *et al.* 1996). De acuerdo con el carácter selectivo ya apuntado para esta especie (Hofmann 1973), la dieta del corzo está dominada por hojas y brotes de encina (*Q. rotundifolia*) y madroño (*Arbutus unedo*) y se caracteriza por una aportación estacional muy importante de melojo (*Q. pyrenaica*), zarzas (*Rubus ulmifolius*) y majuelos (*Crataegus monogyna*) (Álvarez y Ramos 1992), coherente con la

preferencia por los hábitats mencionados. La ausencia de la especie de los pinares densos, con una elevada cobertura de ocultación, se explica por el aislamiento de este hábitat y por su falta de recursos tróficos adecuados (Aranda 1995). A diferencia de la dieta encontrada en otras localidades (Maizeret y Tran Manh Sung 1984), en las que el corzo consumió acículas de *Pinus* spp. en proporción a su disponibilidad, en Quintos de Mora no se apreció consumo alguno. En la sierra de Grazalema, el corzo utiliza también de forma predominante el bosque mixto de encinas y quejigos, que se asocia a una fuerte selección por especies de alto valor nutritivo (Braza *et al.* 1994, Delibes-Senna 1996).

Nuestros resultados muestran un claro solapamiento entre el corzo y el ciervo, ya que los hábitats que esta última especie utilizó de forma más constante a lo largo del año fueron el pinar con sotobosque de la umbría, el monte alto y los fondos de valle. Sin embargo, no fueron éstos los hábitats que el ciervo utilizó con mayor intensidad. En términos globales, el uso máximo se registró en los cultivos, las dehesas claras en pastizales y los pinares con matorral. Aranda (1995), en los años 92 y 93, encontró que el ciervo seleccionaba los fondos de valle y los cultivos a lo largo de todo el año en Quintos de Mora, mientras que el monte alto lo utilizaba por debajo de su disponibilidad. Estos resultados son coherentes con los de este estudio, ya que hay que tener en cuenta que los fondos de valle representan un 1,5% de la superficie de la finca frente a un 20% del monte alto (Aranda 1995). Es decir, que haber seleccionado el monte alto (utilizarlo por encima de su disponibilidad, según Johnson 1980) habría supuesto una amplitud de hábitat mucho más reducida.

El ciervo es un herbívoro preferentemente ramoneador en Quintos de Mora (Alvarez y Ramos 1991a). El porcentaje de plantas herbáceas en la dieta fue similar al encontrado en otras localidades mediterráneas peninsulares (Soriguer *et al.* 1994 para Sierra Morena occidental, sierras de Cádiz y Cazorla; Venero 1984 en Doñana), a pesar de las diferencias fisiográficas entre áreas. Este patrón se muestra en gran parte de su área de distribución, ajustando cantidad y composición específica de la dieta a la disponibilidad del medio (Venero 1984) y más concretamente, a la interacción entre la abundancia y la calidad (Clutton-Brock *et al.* 1982). Así, en términos generales, y en particular en Quintos de Mora, la dieta determina en el ciervo el uso del hábitat en mayor medida que los

requerimientos de refugio, los cuales compensa con el comportamiento gregario (véase Capítulo 9), en ausencia de situaciones de alto estrés (Hirth 1977, Jeppesen 1987).

El gamo mostró menos variación en el uso del hábitat que el ciervo, en correspondencia con la mayor homogeneidad de su área de distribución, al igual que encontraron Braza y Alvarez (1987) en Doñana. Los hábitats más utilizados de forma constante a lo largo del año fueron los cultivos, los pinares sobre pastos sin matorral, y las dehesas más desarrolladas. Éstas y los cultivos fueron, al igual que en el ciervo, los hábitats con mayor uso, a los que se unieron los pinares densos, con un uso exclusivamente estacional. Esta caracterización del hábitat del gamo en Quintos de Mora concuerda exactamente con la ofrecida por Batcheler (1960). Así mismo, en Doñana, el gamo usó preferentemente los pastizales (67%) frente a los hábitats con matorral o los pinares (Venero 1984, Braza y Alvarez 1987). Chapman y Chapman (1975) destacan la gran adaptabilidad de esta especie, aunque señalan la preferencia del gamo hacia bosquetes deciduos o mixtos intercalados entre campos, resultados consistentes con este estudio. El uso de pinares sin matorral en Quintos de Mora puede estar determinado por el valor del estrato herbáceo, puesto que este hábitat fue uno de los de mayor producción, predominando las leguminosas sobre las gramíneas, por lo que junto con los fondos de valle, constituyeron los hábitats de mayor calidad de pastos (Aranda 1995). El consumo de herbáceas, incluyendo la fracción de cereal, por parte del gamo fue muy alto, del 47%, revelando unos hábitos más pascícolas que los del ciervo (30%, Alvarez y Ramos 1991b). De hecho, en otras áreas del mediterráneo peninsular y en Gran Bretaña se ha registrado incluso un mayor uso del estrato herbáceo (Chapman y Chapman 1975, Palacios *et al.* 1984, Venero 1984, Rodríguez Berrocal y Molera Aparicio 1985). En todo caso, los hábitats más utilizados por el gamo en Quintos de Mora fueron los de mayor producción herbácea (Aranda 1995), utilizando los cultivos en mayor medida que el ciervo, lo que concuerda con las estrategias alimentarias y preferencias de hábitat ya señaladas.

8.4.3. Aspectos intrapoblacionales de la selección de hábitat

La división territorial del área de estudio en sectores proporcionó una escala de grano grueso que permitió diferenciar las preferencias de relieve, condiciones microclimáticas,



hábitat y manejo forestal de las tres poblaciones de cérvidos en función de sus requerimientos ecológicos y sociales, disminuyendo los efectos espúreos derivados de la determinación de la disponibilidad de hábitat a una sola escala (Rempel *et al.* 1997, Miller *et al.* 1999). El comportamiento gregario determinó el uso de espacios llanos abiertos, característicos de la raña (Hirth 1977, Alvarez 1988). Este fue el caso del ciervo y del gamo, mientras que el corzo, que no manifestó un comportamiento gregario (ver Capítulo 9), apenas utilizó la raña (3 de 23 observaciones de individuos en todo el año). A su vez, el gregarismo influyó en la densidad (Alvarez 1988), de manera que la densidad de ciervos fue mayor en la raña que en el monte. Por otra parte, las clases de edad y sexo efectuaron un uso selectivo del hábitat, coincidente con los resultados de muchos autores (McCullough *et al.* 1989, Beier y McCullough 1990, Miquelle *et al.* 1992). Tanto en el monte como en el sector Bermú de la raña no se encontraron diferencias en la densidad entre clases de individuos. Solamente, en el sector de Las Navas, en la raña, se encontró una densidad de hembras adultas de ciervo muy superior a la de otros tipos de individuos. Este sector está dominado por hábitats con abundantes quercíneas y pastos, pero sin cobertura de matorral o escasa, a diferencia del sector del Bermú, caracterizado por pinares y rodales de quercíneas, a veces entremezclados, con un abundante estrato de matorral; en este sector, en la época del estudio, se desarrollaban la mayor parte de los trabajos forestales. La sex-ratio de la población de ciervos estaba sesgada a favor de las hembras (véase Capítulo 10), y éstas constituyeron mayoritariamente, durante todo el año, grupos matrilineales para la protección de las crías (Capítulo 9, Clutton-Brock *et al.* 1982). Alvarez *et al.* (1991a) observaron durante el período de estudio, en Quintos de Mora, que la dieta de las crías se caracterizaba por el mayor porcentaje de consumo de pasto, sobre todo en la raña y, que esta dieta, era la más parecida a la dieta de las hembras. Así pues, el uso predominante de la raña por parte de las hembras y crías determinó que el modelo predictivo obtenido para la población de ciervo predijera un incremento de la densidad paralelo a la extensión de dehesas (de mayor y menor desarrollo y cobertura), en general más abundantes en las Navas. Sugiriendo la importancia que el conocimiento de la estructura de la población tiene para efectuar comparaciones fiables entre los resultados de uso del hábitat a nivel poblacional entre distintas localidades (Pulliam y Danielson 1991, Forsyth 1999).

8.4.4. Variaciones estacionales en el uso y selección del hábitat

La estacionalidad influyó en el uso del espacio y del hábitat del ciervo y, en menor medida, del gamo y posiblemente del corzo. Las diferencias entre estaciones en la abundancia del ciervo y del gamo sobre el territorio solo se manifestaron en el sector de las Navas, donde las hembras de ciervo alcanzaron mayor densidad en otoño y las de ambas especies sobre todo en invierno, explicando los incrementos anuales en este sector del área de estudio. La respuesta a los cambios estacionales de disponibilidad trófica fue, lógicamente, más apreciable entre hábitats, facilitando la explicación los cambios de uso entre sectores. Como era de esperar, las variaciones estacionales en el uso del hábitat se relacionaron con los requerimientos de las distintas fases del ciclo anual.

En el otoño, la amplitud de uso del hábitat del ciervo fue mínima en la umbría, a pesar de que la diversidad de hábitats era mayor que en la solana. Los animales se concentraron preferentemente en las vaguadas adehesadas más amplias, en donde *Q. pyrenaica* es más abundante y se podían observar con frecuencia luchas entre los machos en pleno comportamiento de celo (observaciones inéditas). Pero también utilizaron los cultivos, fondos de valle y laderas de monte arbustivo.

El sector de Las Navas albergó en esa estación la mayor densidad de harenes, tanto de ciervo como de gamo (Capítulo 9). Los ciervos se distribuyeron a lo largo del río de las Navas, cuyo hábitat se caracteriza por dehesas arbustivas de encina y quejigo de cobertura próxima al 30% sobre pastos, con un estrato de matorral disperso y abundante rebrote de encina. Los hábitos de los gamos en esta época fueron parecidos; se restringieron también a las dehesas, con la mayor parte de individuos concentrados en los rodales de mayor porte y cobertura (>40%) de las Navas, próximos al río. Así pues, el otoño en Quintos de Mora proporcionó la ocasión de observar la segregación de ambas especies en un mismo medio con diferente estructura. No conocemos si el gregarismo fue el factor que determinó la selección de la estructura de la dehesa en el ciervo, dado que la mayor parte de los grupos no eran de tamaño grande (Capítulo 9). Faltaría por saber si la reunión de numerosos grupos pequeños sobre un espacio abierto pudo ser un factor importante en la selección de

hábitat asociada a la conducta de celo. De ser así, las dehesas del río de las Navas proporcionaban mayor alimento energético que las dehesas claras de menor cobertura. Seis años después, en el área de estudio, Aranda (1995) obtuvo unos resultados similares de selección de hábitat de la población de ciervo con una sex-ratio más equilibrada. También Soriguer *et al.* (1994) en Andalucía encontraron un uso mayoritario de las dehesas por parte del ciervo en el otoño. Las dehesas, en general, y concretamente en Quintos de Mora, son uno de los hábitats que mayor biomasa de pasto, especialmente gramíneas, proporcionan en esta época (Aranda 1995), lo cual, combinado con la bellota y las hojas y tallos de los arbustos, proporcionan seguramente la mayor parte de los principios nutricionales que se requieren durante el celo (Kay 1982, Alvarez y Ramos 1991a,b, Soriguer *et al.* 1994). Los hábitats del monte albergan la máxima biomasa de material leñoso y mínima de herbáceas, por lo que los cultivos del monte cumplían la función de complemento alimentario, sobre todo en la solana y proporcionaban espacio para favorecer la actividad sexual.

Tras el elevado desgaste energético propio del celo (Chapman y Chapman 1975, Mitchell *et al.* 1976, Clutton-Brock *et al.* 1982), ciervos y gamos se encontraron en invierno con una reducción acusada de la biomasa herbácea. El efecto del menor crecimiento vegetativo en esta estación, acentuado por la presión continuada de los herbívoros, se manifestó fundamentalmente en la raña, dado que en el monte la cobertura herbácea es siempre muy escasa (Aranda 1995). La altura de la hierba influye determinadamente en la disponibilidad, pues los animales no solo necesitan que sus recursos estén disponibles, sino que deben tener la capacidad de conseguirlos (Soriguer *et al.* 1994). En este sentido, Illius y Gordon (1987) mostraron que el tamaño de las bocas diferenciaba a los herbívoros en un rango de alturas de pastizal, y lo mismo puede ocurrir entre clases de individuos con distinto tamaño corporal.

Las mayores densidades invernales de ciervo y gamo se encontraron en los hábitats con mayor producción herbácea de la raña, fundamentalmente en las Navas, superando a las de otoño, como consecuencia de la reunión de grupos mixtos y matrilineales, en los que se integraban las crías (ver Capítulo 9). Precisamente, la hierba debe ser un alimento esencial

en los animales más jóvenes, por su mayor digestibilidad y aporte proteico (Caballero 1985, Soriguer *et al.* 1994). Tanto el ciervo como el gamo utilizaron preferentemente los cultivos, las dehesas y el pinar sin matorral, los hábitats con mayor disponibilidad de pasto en invierno, pero se segregaron entre sectores. Además, se produjo un efecto de rotación entre hábitats, de manera que utilizaron con mayor intensidad las dehesas más claras, aprovechadas en mucha menor medida en otoño. Posiblemente una reducción del herbivorismo, unida a las precipitaciones otoñales, favorecieron en este hábitat el crecimiento del estrato herbáceo, y lo mismo debió ocurrir en los pinares sin matorral, en los que, además, se produce la mayor producción de no gramíneas (Aranda 1995). Bajo estos supuestos los ciervos utilizaron en las Navas especialmente los pinares sin matorral y los pinares con matorral, dándose la mayor amplitud de uso del hábitat, mientras que los gamos aprovecharon las dehesas claras. Por el contrario, en el Bermú los ciervos utilizaron básicamente las dehesas claras y los gamos los pinares sin matorral. Ahora bien, el hábitat más utilizado por ambas especies fueron los cultivos, donde coincidieron, a pesar de que Álvarez (1990) y Ozoga y Verme (1982) observaron una preferencia por los pastos naturales. Álvarez (1990) encontró en invierno indicios de déficit alimentario en el ciervo que justificaban el elevado uso de los cultivos. Esta idea es apoyada en este estudio por el uso de las dehesas labradas, que fueron seleccionadas exclusivamente por el ciervo en esta estación, aunque la disponibilidad de hierba debía de ser mínima. En la umbría seleccionaron cultivos y dehesas desarrolladas, mientras que en la solana, que no dispone de vaguadas tan amplias como la umbría, seleccionaron el monte con arbustos dispersos y rechazaron los cultivos, posiblemente porque ya habían sido agotados. A pesar de las preferencias que mostró el grueso de la población de ciervos por los hábitats con pastizal, en invierno se realizó el mayor consumo de ramón leñoso de todo el año, coincidiendo con otros autores (véase Álvarez y Ramos 1991a). Estos resultados sugieren que la acusada exigencia de herbáceas en la dieta de las crías obliga a los grupos de hembras con crías (matrilineales, véase Capítulo 9) a desplazarse a los hábitats con mayor disponibilidad de pasto, en donde se produce el máximo reparto de recursos, predominantemente herbáceas para los más pequeños y leñosas para el resto. De acuerdo con este reparto, que puso de manifiesto una situación de competencia intra e interespecífica, el gamo incrementó el consumo de herbáceas, especialmente gramíneas, con respecto al otoño, lo que pudo

facilitar, tanto en esta especie como en el ciervo, la digestibilidad de los brotes leñosos muy lignificados (Kay y Staines 1981, Walmo *et al.* 1977).

Rodríguez Berrocal (1978a, b), Carranza *et al.* (1991) y Soriguer *et al.* (1994) encontraron también en otras sierras mediterráneas un uso predominante de los espacios abiertos en invierno. No obstante, esta preferencia puede verse condicionada por la necesidad de buscar refugio, ya sea ante una elevada presión cinegética, como ocurrió en Quintos de Mora, en los seis años siguientes a este estudio (Aranda 1995), o como resguardo frente a temperaturas muy bajas, que llegan a reducir la eficacia del sistema digestivo, en latitudes septentrionales (Clutton-Brock y Albon 1989).

En primavera se observó el mínimo solapamiento entre el ciervo y el gamo. Ambas especies utilizaron en gran medida las dehesas más claras y coincidieron sobre ellas en el Bermú. La altura del pasto fue máxima en esta época; el crecimiento vegetativo recuperó los pastizales y en los cultivos el pasto alcanzó el nivel que tenía en noviembre (Alvarez 1990), dándose en conjunto la máxima productividad anual (Aranda 1995). El crecimiento de brotes en las plantas leñosas y el mayor contenido hídrico global incrementó la disponibilidad y su calidad forrajera, como ocurre en general en la región Mediterránea (Medina Blanco 1956, Soriguer *et al.* 1994), lo cual se correspondió con la máxima amplitud y riqueza de dieta en todos los individuos (Alvarez y Ramos 1991a, b). El hábitat más utilizado por los ciervos en esta época fue el monte alto; en los sectores del monte se siguieron utilizando los cultivos y en el de Las Navas las dehesas del río. La mayor amplitud en el uso del hábitat del ciervo se produjo en esta época en la solana, señalando la importancia de este sector, que en las estaciones anteriores manifestó un empobrecimiento de recursos con respecto a la umbría y la raña. Los gamos prefirieron en las Navas los hábitats de mayor calidad: los pinares sin matorral y las dehesas más desarrolladas. Los pinares densos fueron muy utilizados por los gamos en primavera, aunque sólo por los machos, posiblemente como refugio en la época de desmogue (Capítulo 9).

En contraste con la primavera, el máximo solapamiento entre ambas especies se encontró en el verano, por un uso dominante de los cultivos en agosto, inmediatamente después de

que se abrieran los cercados que protegían las nuevas siembras. Los ciervos hicieron un uso complementario del monte bajo y los gamos continuaron en las Navas en las dehesas y pinares sin matorral. A finales de la primavera y comienzos del verano aumenta la proporción de compuestos estructurales de las plantas en detrimento del material proteico y, en consecuencia, disminuye la calidad de los recursos tróficos y su palatabilidad (Rodríguez Berrocal 1978a y b, Soriguer *et al.* 1992, Soriguer *et al.* 1994). De hecho, ambas especies presentaron una mínima amplitud de dieta (Alvarez y Ramos 1991a,b). Delibes-Senna (1996) considera con respecto al corzo que la época limitante en Andalucía es el verano y posiblemente pueda generalizarse para las tres especies. En este caso, el ciervo y el gamo sufrirían en Quintos de Mora dos épocas de déficit alimentario, el invierno y el verano, si bien este último sería paliado por el nuevo aporte suplementario de los campos de cultivo. Podría considerarse que la oferta repentina de este gran aporte de biomasa provocó, especialmente en el ciervo, una migración estrictamente local, homóloga a las migraciones estacionales que efectúan numerosas especies de herbívoros en libertad (Barnard 1983, Pulliam y Danielson 1991).

Soriguer *et al.* (1994), al igual que en este estudio, observaron que el matorral era intensamente utilizado en el verano, lo cual interpretaron como una fuente de alimento en la época de fructificación de las quercíneas, así como refugio contra las elevadas temperaturas. Aranda (1995) destacó en Quintos de Mora la importancia de los fondos de valle durante el verano, ya que por su mayor humedad edáfica actuaron como amortiguadores de las altas temperaturas y la abundancia de leguminosas prolongaba la calidad del forraje durante el estiaje. A pesar de ello, en el presente estudio los matorrales fueron seleccionados en los dos sectores del monte, mientras que los fondos de valle lo fueron solamente en la solana, coincidiendo con su mayor xericidad. Tampoco en las Navas se utilizaron especialmente como refugio los lechos húmedos de los arroyos. Estos resultados sugieren que salvo en condiciones de extrema xericidad, los matorrales aportan al ciervo y al gamo cobertura suficiente frente al calor. En el verano, nuevamente el sector de las Navas mostró su calidad, ya que los gamos no seleccionaron los cultivos y si lo hicieron en el Bermú. La selección de los cultivos fue general en el ciervo, indicando que, como en invierno, esta especie se encontró con un déficit de disponibilidad trófica y no así

o en menor medida el gamo. En todo caso, como ha sido observado para otras especies (Cederlund *et al.* 1989), los cambios en la disponibilidad forrajera pueden identificarse a través de distintos patrones de actividad.

No se encontraron diferencias significativas en el uso del hábitat del ciervo entre períodos horarios, si bien en primavera y verano se observó una mayor densidad de individuos a última hora de la tarde y un descenso durante el período central del día, coincidiendo con la actividad diaria bimodal descrita por numerosos autores (Braza *et al.* 1984, Jeppesen 1987, Carranza *et al.* 1991, Soriguer *et al.* 1994). En el gamo las diferencias observadas fueron menores. Pero ello no supone que no se produjese un descenso de actividad en el centro del día, ya que muchas observaciones correspondían a grupos echados, visibles por la ausencia de matorral en los hábitats ocupados. También Jodra (1981) observó este comportamiento conspicuo en el gamo durante la mayor parte del día, incluso durante el celo, período en el que la mayor parte de las luchas y cópulas se producían a última hora de la tarde. El incremento de la densidad de individuos observado en Quintos de Mora a última hora de la tarde, coincidiendo con un notable aumento del solapamiento de hábitat entre las dos especies, sobre todo en Las Navas, sugiere una mayor actividad de alimentación en pastizales al final del día, que podría prolongarse por la noche, como ha descrito Schaal (1982) para el gamo. Los resultados anteriores justificaron el uso conjunto de datos de los períodos en los que no se detectó diferencia de actividad.

Bibliografía

- ABRAMS, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61: 44-49.
- ADLER, G. H. y WILSON, M. L. 1987. Demography of a habitat generalist. The white-footed mouse, in a heterogeneous environment. *Ecology*, 68: 1785-1796.
- ALVAREZ, G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, 2: 233-249.

- ALVAREZ, G. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecología*, 4: 159-169.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991a. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elephus* L.) en Montes de Toledo. *Doñana, Acta Vert.*, 18: 63-99.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991b. Variación estacional de la dieta de machos, hembras y crías de gamo (*Dama dama*) en Quintos de Mora (Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 18: 217-236.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1992. Dieta del corzo (*Capreolus capreolus*) en una localidad mediterránea (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 19: 107-114.
- ARAGÓN, S., BRAZA, F. y SAN JOSÉ, C. 1995. Socioeconomic, phisiognomic, and climatic factors determining the distribution pattern of roe deer *Capreolus capreolus* in Spain. *Acta Theriol.*, 40: 37-43.
- ARANDA, Y. 1995. *Estudio de una población de ciervos (Cervus elaphus) y de su interacción con el medio en un ecosistema mediterráneo*. Tesis doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
- AZORIT, C. y MUÑOZ-COBOS, J. 1997. Distribución y abundancia del corzo (*Capreolus capreolus* L. 1758) en la provincia de Jaén. *Doñana, Acta Vert.*, 24: 181-190.
- BARNARD, C. J. 1983. *Animal Behaviour. Ecology and Evolution*. Wiley-Interscience. New York.
- BATCHELER, C. L. 1960. A study of the relations between roe, red and fallow deer, with special reference to Drummond Hill forest, Scotland. *J. Anim. Ecol.* 29: 375-384.
- BEIER, P. y McCULLOUGH, D. R. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monogr.*, 109.
- BRAZA, F. y ALVAREZ, F. 1987. Habitat use by red deer and fallow deer in Doñana National Park. *Misc. Zool.* 11: 363-367.
- BRAZA, F., ALVAREZ, F., GELDOF, R. y BYLOO, H. 1984. Desplazamientos de ungulados silvestres a través de una zona de ecotono de Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 11: 275-287.

- BRAZA, F., VARELA, I., SAN JOSÉ, C. y CASES, V. 1989. Distribution actuelle du chevreuil (*Capreolus capreolus*), du dam (*Dama dama*) et du cerf (*Cervus elaphus*) en Espagne. *Z. Säugetierkd.*, 54: 393-396.
- BRAZA, F., SAN JOSÉ, C., ARAGÓN, S., DELIBES, J. R. 1994. *El corzo andaluz*. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. y LAAKE, J. L. 1993. *Distance sampling. Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall. London.
- CABALLERO, R. 1985. *Hábitat y alimentación del ciervo en ambiente mediterráneo*. Monografías, 34. ICONA. Madrid.
- CARRANZA, J., HIDALGO DE TRUCIOS, S. J., MEDINA, R., VALENCIA, J. y DELGADO, J. 1991. Space use by red deer in a mediterranean ecosystem as determined by radio-tracking. *Appl. Anim. Behav. Science*, 30: 363-371.
- CEDERLUND, G., BERGSTRÖM, R. y SANDEGREN, F. 1989. Winter activity patterns of females in two moose populations. *Can. J. Zool.*, 67: 1516-1522.
- CHAPMAN, D. y CHAPMAN, N. 1975. *Fallow deer. Their history, distribution and biology*. Terence Dalton Limited. Lavenham.
- CLUTTON-BROCK, T.H. y ALBON, S. D. 1989. *Red deer in the Highlands*. BPS Professional books. Oxford.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. *Red deer, behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- DELIBES-SENNA, J. R. 1996. *Ecología y comportamiento del corzo (Capreolus capreolus L. 1758) en la Sierra de Grazalema (Cádiz)*. Tesis doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
- FAHRIG, L. A. y PALOHEIMO, J. 1988. Determinants of local population size in patchy habitats. *Theor. Popul. Biol.*, 34: 194-213.
- FORSYTH, D. M. 1999. Long-term harvesting and male migration in a New Zealand population of Himalayan tahr *Hemitragus jemlahicus*. *J. Appl. Ecol.*, 36: 351-362.
- GÓMEZ MANZANEQUE, F. 1988. La cubierta vegetal de los Montes de Mora (Los Yébenes, Toledo). *Ecología*, 2: 111-130.
- GORDON, I. J. e ILLIUS, A. W. 1989. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. *Oecologia*, 79: 383-389.

- HANLEY, T. A. 1984. Habitat patches and their selection by wapiti and black-tailed deer in a coastal montane coniferous forest. *J. Appl. Ecol.*, 2: 423-436.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-431.
- HIRTH, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monogr.* 53: 1-55.
- HOBBS, N. T., BAKER, D. L., GILL, R. B. 1983. Comparative nutritional ecology of montane ungulates during winter. *J. Wildlife Manage.*, 47: 1-16.
- HOFMANN, R. R. 1973. *The ruminant stomach*. East African Monographs in Biology, 2. East African Literature Bureau, Nairobi.
- HUEY, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *Am. Nat.*, 137: 91-115.
- HURLBERT, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59: 67-77.
- ILLIUS, A. W., GORDON, I. J. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.*, 56: 989-999.
- IRWIN, L.L. y PEEK, J. M. 1983. Elk habitat use relative to forest succession in Idaho. *J. Wildlife Manage.*, 47: 664-672.
- JENKINS, S. H. 1982. Management implications of optimal foraging theory: a critique. *J. Wildlife Manage.*, 46: 255-257.
- JEPPESEN, J. L. 1987. Seasonal variation in groupe size, and sex and age composition in a danish red deer (*Cervus elaphus*) population under heavy hunting pressure. *Danish review of game biology*, 13: 1-19.
- JODRA, P. 1981. Parámetros de gregarismo del gamo (*Dama dama*) en el Coto de Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 8: 237-289.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
- KAY, R.N.B. 1982. The comparative anatomy and physiology of digestion in tragulids and cervids and its relation to food intake. Pp. 214-222, en: Wemmer, C. M. (ed.). *Biology and management of the Cervidae*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D. C.

- KAY, R. N. B. y STAINES, B. W. 1981. The nutrition of the red deer (*Cervus elaphus*). *Commonwealth Bureau of Nutrition and Reviews-Series B*, 51: 601-622.
- LAUTENSACH, H. 1967. *Geografía de España y Portugal*. Vicens-Vives. Barcelona.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Diversidad ecológica y su medición*. Vedral. Barcelona.
- MCCULLOUGH, D. R., HIRTH, D. H. y NEWHOUSE, S. J. 1989. Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.* 53: 277-283.
- MEDINA BLANCO, M. 1956. Contribución al estudio del área de la encina en la provincia de Córdoba y de sus posibilidades alimenticias para el ganado. *Arch. Zootec.*, 5: 103-196.
- MILLER, D. A., HURST, G. A. y LEOPOLD, B. D. 1999. Habitat use of eastern wild turkeys in Central Mississippi. *J. Wildlife Manage.*, 63: 210-222.
- MIQUELLE, D.G., PEEK, J. M. y VAN BALLEMBERGHE, V. 1992. Sexual segregation in Alaskan moose. *Wildlife Monogr.*, 122: 1-57.
- MITCHELL, B., McCOWAN, D. y NICHOLSON, I. A. 1976. Annual cycles of body weight and condition in scottish red deer, *Cervus elaphus*. *J. Zool.* 180: 107-127.
- MOOTY, J. J., KARNS, P. D. y FULLER, T. K. 1987. Habitat use and seasonal range size of white-tailed deer in northcentral Minnesota. *J. Wildlife Manage.* 51: 644-648.
- MURRAY, M. G. y BROWN, D. 1993. Niche separation of grazing ungulates in the Serengeti: an experimental test. *J. Anim. Ecol.*, 62: 380-389.
- NUDDS, T. D. 1980. Forage "preference": theoretical considerations of diet selection by deer. *J. Wildlife Manage.*, 44: 735-746.
- ORTUÑO, F. y DE LA PEÑA, J. 1978. *Reservas y Cotos Nacionales de Caza. 3. Región Central*. Incafo. Madrid.
- OWEN, M. 1972. Some factors affecting food intake and selection in white-fronted geese. *J. Anim. Ecol.*, 41: 79-92.
- PALACIOS, F., MARTÍNEZ, T. y GARZÓN, P. 1984. Datos sobre la ecología alimentaria del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*, Hilzheimer, 1909) y el gamo (*Dama dama*, Linné, 1758) durante otoño e invierno en el Parque Nacional de Doñana. Pp: 444-453, en: *Actas II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*.
- PIELOU, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New York.

- POST, E. S. y KLEIN, D. R. 1996. Relationships between graminoid growth form and levels of grazing by caribou (*Rangifer tarandus*) in Alaska. *Oecologia*, 107: 364-372.
- PULLIAM, H. R. y DANIELSON, B. J. 1991. Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *Am. Nat.*, 137: 550-566.
- PUTMAN, R. J., LANGBEIN, J., HEWISON, A. J. M. y SHARMA, S. K. 1996. Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mammal Rev.*, 26: 81-101.
- REMPEL, R. S., ELKIE, P. C., RODGERS, A. R. y GLUCK, M. J. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *J. Wildlife Manage.*, 61: 517-524.
- RILEY, S. J. y DOOD, A. R. 1984. Summer movements, home range, habitat use and behavior of mule deer fawns. *J. Wildlife Manage.* 48: 1302-1310.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978a. Introducción al estudio y valoración de los recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. II. Evolución de los principios nutritivos brutos. *Arch. Zootéc.*, 27: 243-255.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. 1978b. Introducción al estudio y valoración de los recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. III. Digestibilidad: evolución energético-nutritiva. *Arch. Zootéc.*, 28: 9-21.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J. y MOLERA APARICIO, M. 1985. Aprovechamiento de recursos alimenticios naturales: I. Contribución al estudio de la dieta del gamo (*Dama dama*) y del muflón (*Ovis ammon musimum*) en el área ecológica de la Sierra de Cazorla. *Arch. Zootéc.*, 34: 3-25.
- RODRÍGUEZ VIGAL, C. y PÉREZ CASTELLS, R. 1997. Plan Técnico de caza de Quintos de Mora. Inédito.
- SAEZ-ROYUELA, C. y TELLERÍA, J. L. 1991. Roe deer (*Capreolus capreolus*) distribution in central Spain. *Folia Zool.*, 40: 37-45.
- SAN MIGUEL, A. 1993. *Caracterización de los sistemas silvopascícolas del monte "Los Quintos de Mora" y estudio de sus posibilidades de mejora para la caza mayor*. ICONA-Fundación General de la U.P.M.
- SINCLAIR, A. R. E. 1985. Does interspecific competition or predation shape the african ungulate community?. *J. Anim. Ecol.*, 54: 899-918.

- SKOGLAND, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarctic Ecology*, 7: 345-379.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1980. *Introducción a la bioestadística*. Reverté, Barcelona.
- SORIGUER, R. C., FANDOS, P., BERNÁLDEZ, E. y DELIBES-SENNA, J. R. 1994. *El ciervo en Andalucía*. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía.
- SORIGUER, R. C., FANDOS, P., MARTÍNEZ, T., GARCÍA, B. y GARCÍA, A. 1992. Las plantas y los herbívoros: la abundancia de las plantas, su calidad nutricional y la dieta de la Cabra Montés. Pp. 71-91, en: *Actas del Congreso Internacional del Género Capra en Europa*.
- TELLERÍA, J. L. y VIRGÓS, E. 1997. Distribution of an increasing roe deer population in a fragmented Mediterranean landscape. *Ecography*, 20: 247-252.
- TUFTO, J., ANDERSEN, R. y LINNELL, J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *J. Anim. Ecol.*, 65: 715-724.
- UNSWORTH, J. W., KUCK, L., GARTON, E. O. y BUTTERFIELD, B. R. 1998. Elk habitat selection on the clearwater national forest, Idaho. *J. Wildlife Manage.*, 62: 1255-1263.
- VENERO, J. L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana, España. *Doñana, Act. Vert.*, 11: 1-130.
- VENIER, L. A. y FAHRIG, L. 1998. Intra-specific abundance-distribution relationships. *Oikos*, 82: 483-490.
- WALLMO, O. C., CARPENTER, L. H., REGELIN, W. L., GILL, R. B. y BAKER, D. L. 1977. Evaluation of deer habitat on a nutritional basis. *J. Range Manage.*, 30: 122-127.
- WHITE, G. C. y BARTMANN, R. M. 1998. Effects of density reduction on over-winter survival of free-ranging mule deer fawns. *J. Wildlife Manage.*, 62: 214-225.
- WIENS, J. A. 1973. Pattern and process in grassland bird communities. *Ecol. Monogr.*, 43: 237-270.
- WITMER, G. W. y DE CALESTA, D. S. 1983. Habitat use by female roosevelt elk in the Oregon coast range. *J. Wildlife Manage.*, 47: 933-939.

Apéndice 1.- Distribución de los transectos de censo realizados según períodos horarios, estaciones y sectores del área de estudio: A) en el monte y B) en la raña. N: número de transectos; L: longitud media en km; PM, SM, PT y ST: primera y segunda hora de la mañana y de la tarde, respectivamente.

A)		SOLANA				UMBRÍA			
		PM	SM	PT	ST	PM	SM	PT	ST
Otoño	N	4	1	2		2		2	
	L	10,8	13	11		20,5		16	
Invierno	N	3		3		2		3	
	L	9,3		9,3		19,5		20,7	
Primavera	N	3	1	2	2	2		2	2
	L	10	11	11,5	11	21		18	21
Verano	N	1		1	3				2
	L	11		11	10				22,5

B)		LAS NAVAS				BERMÚ			
		PM	SM	PT	ST	PM	SM	PT	ST
Otoño	N	1	1	4	0	2	2	0	0
	L	13	20	12,8	0	16,5	9	0	0
Invierno	N	2	0	1	0	2	0	3	0
	L	12,5	0	18	0	18,5	0	16,3	0
Primavera	N	4	1	2	3	4	0	4	2
	L	18	14	17	15,7	17,5	0	16,8	15,5
Verano	N	1	0	1	3	1	0	2	3
	L	14	0	14	14,7	16	0	16	16,7

Apéndice 2.- Estadística básica de las densidades de ciervo y gamo (ind/ha) e IKAs de corzo (Índice kilométrico de abundancia ind/km) a lo largo del día, por estaciones y sectores en Quintos de Mora (1986-1987). Los períodos horarios considerados en primavera y verano fueron: PM (9-11h), MD (11-18 h) y ST (18-21 h). Se diferenciaron 4 sectores, 2 de monte (solana y umbria) y 2 de raña (Las Navas y Bermú) : S, U, RN y RB, respectivamente. Se especifica el nº de transectos original (primera cifra) y el nº de transectos utilizados en los análisis (segunda cifra).

CIERVO

Otoño	Mañana				Tarde			
	S	U	RN	RB	S	U	RN	RB
N transectos	5/2	2/2	2/2	4/2	2/2	3/2	4/2	0/0
Mediana	0,25	0,09	0,54	0,25	0,23	0,08	0,58	-
Mínimo	0,074	0,085	0,19	0,12	0,17	0,06	0,14	-
Máximo	0,29	0,094	0,88	0,36	0,30	0,11	1,20	-
Media	0,20	0,09	0,54	0,24	0,23	0,08	0,62	-
Media pond.	0,21	0,09	0,46	0,25	0,23	0,09	0,56	-

Invierno	Mañana				Tarde			
	S	U	RN	RB	S	U	RN	RB
N transectos	3/2	2/2	2/2	2/2	3/2	3/2	1/1	3/2
Mediana	0,24	0,09	0,97	0,23	0,11	0,25	-	0,31
Mínimo	0,04	0,04	0,89	0,06	0,06	0,03	-	0,21
Máximo	0,36	0,13	1,06	0,40	0,32	0,43	-	0,59
Media	0,21	0,09	0,97	0,23	0,16	0,23	1,23	0,37
Media pond.	0,21	0,09	0,97	0,27	0,16	0,23	1,23	0,35

Primavera	PM				MD				ST			
	S	U	RN	RB	S	U	RN	RB	S	U	RN	RB
N transectos	3/2	2/2	4/2	4/2	3/2	2/2	3/2	4/2	2/2	2/2	3/2	2/2
Mediana	0,09	0,04	0,20	0,10	0,05	0,02	0,11	0,05	0,11	0,09	0,29	0,16
Mínimo	0,04	0,04	0,08	0,08	0,04	0	0,06	0,04	0,08	0,06	0,14	0,10
Máximo	0,36	0,05	0,43	0,18	0,05	0,04	0,17	0,12	0,14	0,12	0,53	0,23
Media	0,16	0,04	0,23	0,12	0,05	0,02	0,11	0,07	0,11	0,09	0,32	0,16
Media pond.	0,16	0,04	0,21	0,11	0,05	0,02	0,12	0,07	0,11	0,09	0,31	0,14

Verano	PM				MD				ST			
	S	U	RN	RB	S	U	RN	RB	S	U	RN	RB
N transectos	1/1	0/0	1/1	1/1	1/1	0/0	1/1	2/2	3/2	2/2	3/2	3/2
Mediana	-	-	-	-	-	-	-	0,04	0,14	0,11	0,15	0,07
Mínimo	-	-	-	-	-	-	-	0,04	0,06	0,09	0,1	0,07
Máximo	-	-	-	-	-	-	-	0,04	0,25	0,12	0,36	0,28
Media	0,06	-	0,06	0,03	0,05	-	0,06	0,04	0,15	0,11	0,20	0,14
Media pond.	0,06	-	0,06	0,03	0,05	-	0,06	0,04	0,15	0,11	0,20	0,14

GAMO

Otoño	Mañana		Tarde	
	RN	RB	RN	RB
N transectos	2/2	4/2	4/2	0/0
Mediana	0,10	0	0,05	-
Mínimo	0,001	-	0,0002	-
Máximo	0,20	-	0,12	-
Media	0,10	0	0,05	-
Media pond.	0,08	0	0,05	-

Invierno	Mañana		Tarde	
	RN	RB	RN	RB
N transectos	2/2	2/2	1/1	3/2
Mediana	0,13	0,01	-	0,001
Mínimo	0,07	0	-	0
Máximo	0,19	0,02	-	0,02
Media	0,13	0,01	0,25	0,01
Media pond.	0,12	0,01	0,25	0,01

Primavera	PM		MD		ST	
	RN	RB	RN	RB	RN	RB
N transectos	4/2	4/2	3/2	4/2	3/2	2/2
Mediana	0,02	0	0,05	0,01	0,09	0,06
Mínimo	0	0	0	0	0	0,02
Máximo	0,08	0	0,06	0,04	0,19	0,09
Media	0,03	0	0,04	0,01	0,09	0,06
Media pond.	0,03	0	0,04	0,01	0,08	0,05

Verano	PM		MD		ST	
	RN	RB	RN	RB	RN	RB
N transectos	1/1	1/1	1/1	2/2	3/2	3/2
Mediana	-	0	-	0	0,01	0
Mínimo	-	0	-	0	0,01	0
Máximo	-	0	-	0	0,15	0,005
Media	0,05	0	0,04	0	0,06	0,002
Media pond.	0,05	0	0,04	0	0,06	0,002

CORZO	PM		MD		ST	
	S	U	S	U	S	U
Otoño	0	0,08			0	0,08
Invierno	0	0,05			0	0
Primavera	0,07	0	0,03	0	0	0,02
Verano	0	0	0,18	0	0,06	0,04

Apéndice 3. Efecto del diseño de muestreo en la fiabilidad de las estimas de densidad. Comparación con índices de abundancia.

Alvarez (1988) obtuvo unas estimas otoñales de la densidad de cérvidos en Quintos de Mora, con objeto de disponer de una aproximación fiable de la cantidad de individuos que iba a constituir el material de posteriores estudios de alimentación y selección de hábitat, con vistas a una ordenación cinegética. No obstante, interesaba conocer las variaciones estacionales en la ecología de estos ungulados, lo cual requería efectuar un rastreo periódico del reparto de animales en los hábitats disponibles en el territorio. Para ello se efectuó un diseño que contemplaba la distribución de transectos entre distintos sectores del área de estudio y su repetición estacional y a lo largo del día. A primera vista, se observó que dicha distribución espacio-temporal se asociaba a una importante variación en la fiabilidad de las estimas. En este apéndice se analiza esta variación (con los datos de ciervo, en función del tamaño de muestra y de la complejidad del hábitat en los distintos censos, se comparan las estimas de densidad obtenidas por el método de distancia variable (Buckland *et al.* 1993) con los resultados de los índices de abundancia y, finalmente, se deduce un procedimiento para corregir las estimas de este trabajo en los casos en que sea necesario.

Análisis

Los cálculos de densidad se han efectuado con el programa DISTANCE (Buckland *et al.* 1993), mejorado con respecto al Transect (Burnham *et al.* 1980) ya que permite obtener un mejor ajuste de la función de detección, con una buena aproximación a la obtención de estimas reales, poco desviadas, según Anderson y Southwell (1995). Estos autores destacan, sin embargo, que además de un adecuado diseño de muestreo y de la validez de las premisas en las que se basa el método (Buckland *et al.* 1993), el propio método tiene unos componentes en el análisis que son subjetivos, de manera que el analista, sin una base teórica firme, debe tomar decisiones en relación con el truncado y agrupamiento de datos, la elección del modelo utilizado para estimar la función de detección, etc. De acuerdo con estos autores, se exploraron las diferencias en las estimas de densidad y sus coeficientes de variación utilizando los datos sin agrupar y agrupados en distintas clases de distancias y truncando para eliminar los valores extremos (Burnham *et al.* 1980). Se encontraron coeficientes de variación más pequeños trabajando con datos agrupados que con los datos no agrupados. Sin embargo, las estimas de densidad mostraron un patrón variable e independiente del coeficiente de variación. Fueron claramente menores con datos no agrupados en otoño y en invierno, mientras que en primavera varió entre sectores. En consecuencia, con objeto de comparar las estimas anulando el sesgo introducido por el tipo de análisis, se seleccionaron las mejores estimas obtenidas a partir de datos agrupados, coincidiendo con las recomendaciones para cálculos no exactos de las distancias (Burnham *et al.* 1980). Para la ejecución del programa se utilizaron los modelos basados en las funciones clave “Uniform”, “Half-normal” y “Hazard-rate” y unas series de expansión (coseno, polinómica simple y polinómica Hermite) para el ajuste de las mismas, en la forma: $g(y)=clave(y)\{1+ series(y)\}$.

Una vez seleccionadas las estimas de densidad era procedente conocer como variaba su fiabilidad en relación al tamaño de muestra, para lo cual se realizó un análisis de regresión entre el coeficiente de variación de dichas estimas y el número de individuos de cada transecto. Posteriormente, se examinaron las relaciones entre las estimas de densidad y los IKAs calculados por el propio programa DISTANCE sobre datos truncados, y entre sus coeficientes de variación. Los residuos de la regresión entre densidad-IKA truncado se sometieron a un análisis de regresión por pasos utilizando como variables independientes el tamaño de grupo, la distancia media de detección de los individuos y el índice de visibilidad (valor medio para cada transecto de las clases de visibilidad de los hábitats atravesados obtenidas a partir de estimas realizadas en los transectos a pie -véase Capítulo 1-; los valores más bajos indican mayor visibilidad, Tabla 1). A continuación, se realizaron sendos análisis de regresión por pasos entre estas mismas variables independientes y las estimas de densidad e IKA truncado como variables dependientes. Estos análisis se repitieron para los coeficientes de variación de la densidad y el IKA. Por último, se exploró el grado de ajuste entre los IKAs truncados y los obtenidos directamente con el número total de individuos (IKAt), con objeto de conocer si estos últimos podían utilizarse en la generación de las estimas de densidad que debían de ser corregidas o calculadas directamente, dado que para ellas no se disponía de datos suficientes para usar el DISTANCE. Se calcularon las rectas de regresión entre la estima de la densidad y el IKAt para la generación de las estimas de densidad de ciervo y gamo necesarias.

	Solana	Umbria	Las Navas	El Bermú
IV alto	1,9	14,5	34,7	8,2
IV medio	11,8	2,3	58,8	52,1
IV bajo	86,3	83,2	6,6	39,6

Tabla A.3.1. Distribución porcentual de las tres clases de visibilidad diferenciadas en los cuatro sectores del área de estudio: índice de visibilidad alto (clase 1: 250-300 m), medio (clases 2: 200-250 m y 3: 120-200 m) y bajo (clases 4: 60-120 m y 5: 0-60 m).

Evaluación de las estimas obtenidas y valoración de su fiabilidad. La fiabilidad del estimador decreció con la disminución del tamaño de muestra, es decir, el coeficiente de variación de la estima de la densidad aumentó al disminuir el número de individuos detectados por transecto (Fig. 1); la relación fue logarítmica, con un descenso muy rápido del coeficiente de variación hasta un umbral situado entre los 50-150 individuos, a partir del cual la variación era muy pequeña. Esta relación ya ha sido descrita en la bibliografía y, basándose en ella, Anderson *et al.* (1979), Burnham *et al.* (1980) y Buckland *et al.* (1993) recomendaron que los estudios fueran diseñados para asegurar la observación de, al menos, 40 objetos, si bien era preferible de 60 u 80 objetos o individuos. No obstante, esto no siempre es posible si se desea disponer de estimas de densidad de varias muestras estratificadas, como en nuestro caso, para el estudio de la distribución espacial y temporal de los animales. Algunas estimas estacionales de densidad de la población de ciervos o de algunas clases de individuos no pudieron obtenerse por disponer de un número de contactos excesivamente bajo, dado

que al no cumplir unas condiciones mínimas de fiabilidad el programa no se ejecuta (solo pudieron obtenerse estimas de densidad para las hembras adultas y en algunos casos para las crías).

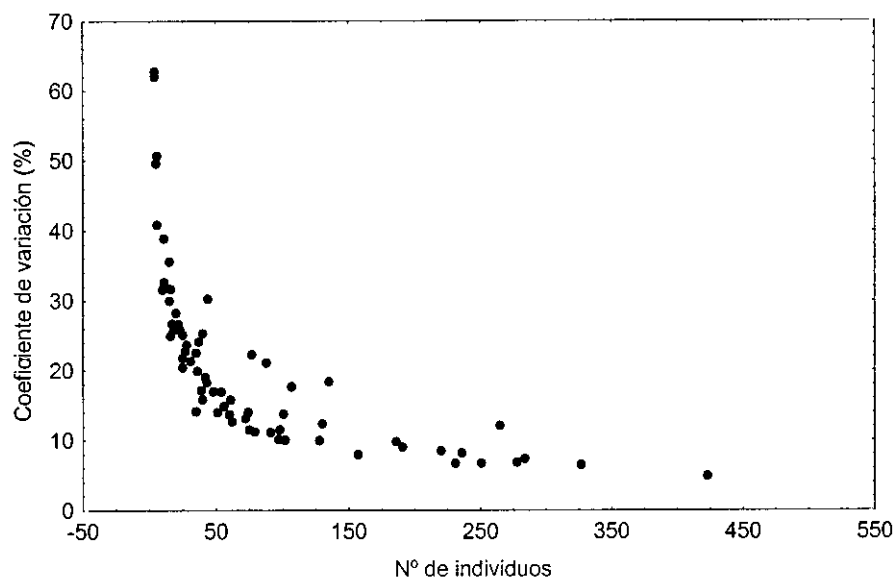


Figura A.3.1. Regresión entre el coeficiente de variación de la estima de la densidad de ciervos y el tamaño de muestra (número de individuos detectados por transecto) en Quintos de Mora (1986-1987). Regresión logarítmica: $\log CV = 4,685 - 0,474 \cdot \log N$ ($r = -0,947$, $p < 0,001$).

Se encontraron diferencias significativas entre los coeficientes de variación de las estimas calculadas con más y menos de 30 individuos ($t = 9,57$, 83 g.l., $p < 0,001$; Fig. 2); los de este último grupo variaron entre un 20 y un 50%. La mayoría de las estimas con coeficientes de variación superiores al 30% se desviaron de los valores que debían corresponderles, de acuerdo con la regresión efectuada entre densidad e IKA (ver apartado siguiente). En consecuencia, el 20% de los 93 transectos lineales realizados no tuvieron una estima fiable o no se pudieron calcular. Estos transectos se distribuyeron heterogéneamente entre sectores, períodos diarios y estaciones, y sus resultados dependieron de la diferente detectabilidad entre hábitats y de los ritmos de actividad de los animales. Así, en la solana y en la umbría la ausencia de estimas fiables alcanzó un 31% y 33%, respectivamente, mientras que en la raña solo fue de un 10%. También se encontraron grandes diferencias en la ausencia de estimas fiables entre períodos horarios: 64% a primera hora de la tarde, 18% y 17% a primera y segunda hora de la mañana, y 8% a última de la tarde, coincidiendo con el horario de máxima detección. En primavera y verano, las únicas estaciones en las que se censó a primera hora de la tarde, la ausencia de estimas fiables fue mayor que en las otras dos estaciones: 29% y 28% para primavera y verano, y 9% y 11% para otoño e invierno.

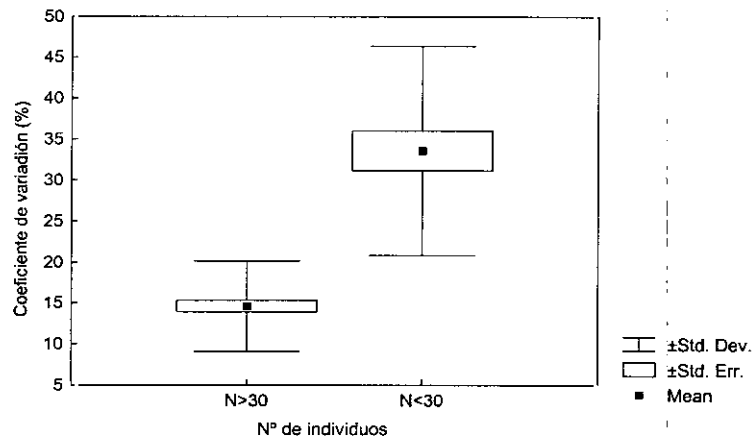


Figura A.3.2. Medias y desviaciones estándar de los coeficientes de variación de las estimas de densidad para transectos con más y con menos de 30 ciervos en Quintos de Mora (1986-1987).

Análisis comparativo entre las estimas de densidad y de índices de abundancia (IKA). En muchos casos, las estimas de densidad de ciervos con menor coeficiente de variación se obtuvieron truncando los datos a una distancia determinada. Los IKAs calculados por el programa DISTANCE simultáneamente a las estimas de la densidad, utilizando el mismo tamaño de muestra (después de trincar los datos), se relacionaron muy estrechamente con dichas estimas (Fig. 3). Los coeficientes de variación de las densidades y de los IKAs así calculados tuvieron un valor de correlación muy alto (Fig. 4). Resultados parecidos se obtuvieron utilizando solamente los datos de las hembras adultas de ciervo y de las crías menores de un año. La varianza explicada por el modelo de regresión entre las estimas de la densidad y los IKAS fue de 0.82 para las primeras ($\text{densidad} = 0,0016 + 0,041 \cdot \text{IKA}$) y de 0,79 para las segundas ($\text{densidad} = 0,034 + 0,036 \cdot \text{IKA}$).

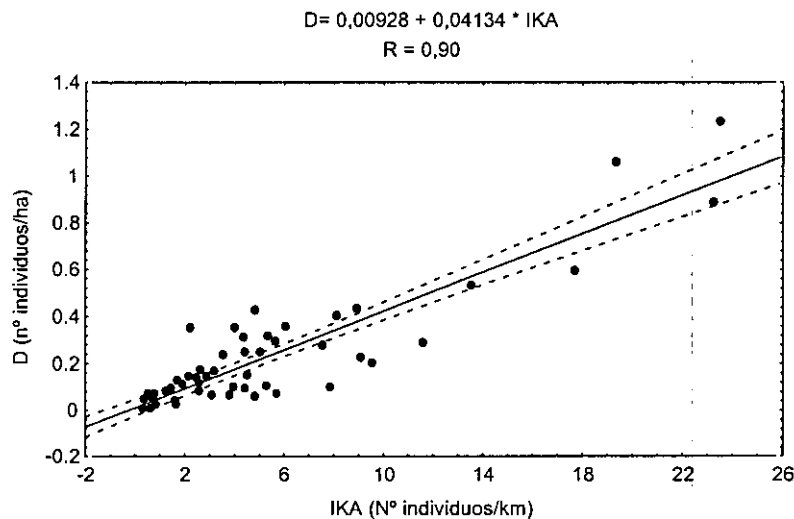


Figura A.3.3. Regresión entre las estimas de densidad (D) y los IKAs obtenidos a partir de los mismos modelos de estimación con el programa DISTANCE. Los números de individuos y anchura de banda utilizados para la estima de la densidad variaron entre transectos. $F(1,60) = 260,55$, $p < 0,001$. Las líneas de puntos señalan el intervalo de confianza del 95%.

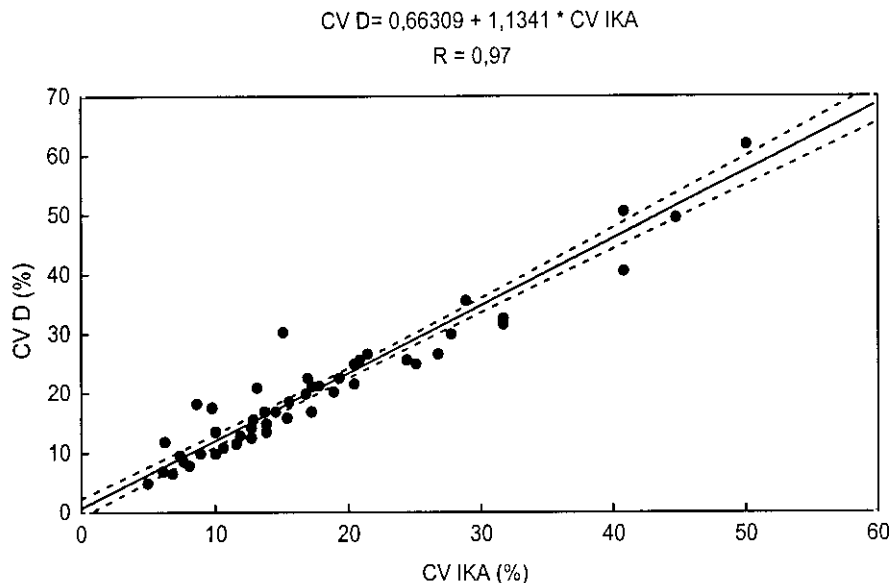


Figura A.3.4. Regresión entre los coeficientes de variación de las estimas de densidad (CV D) y de los IKAs (CV IKA) de ciervo, obtenidos a partir de los mismos modelos de estimación por el programa DISTANCE (véase la Fig. 3). Las líneas de puntos señalan el intervalo de confianza del 95%.

Al menos el 50% de la dispersión de los residuos del modelo de regresión entre IKAs y densidades pudo ser explicado. La dispersión aumentaba con el incremento del tamaño de grupo, la reducción de la distancia de detección y el aumento de la complejidad del hábitat (menor visibilidad) (Tabla 2; $r=0,74$, $F_{3,25}=9,95$, $p<0,001$).

Variable	B	SE	B *	t	P	R ²
Intercepto	0,23	0,12		1,95	0,06	
Tamaño de grupo	0,23	0,04	0,81	5,17	0,001	0,29
Dist. de detección	-0,20	0,06	-0,49	-3,35	0,003	0,51
Índice de visibilidad	0,12	0,09	0,20	1,32	0,20	0,54

* Valor estandarizado

Tabla A.3.2. Resultados del análisis de regresión por pasos entre los valores residuales de la regresión entre las estimas de densidad y los IKAs (Fig. 3) de ciervo y tres variables independientes: dos factores que aumentan la variabilidad de la estima (el gregarismo, medido por el tamaño medio de grupo detectado, y la heterogeneidad del hábitat, representada por la distancia media de detección de los animales) y un índice de visibilidad.

La varianza explicada por el modelo de regresión por pasos entre la densidad y estas tres variables fue menor que la explicada por el modelo equivalente efectuado con el IKA (Densidad: $r=0,74$, $F_{3,79}=32,32$, $p<0,001$; IKA: $r=0,86$, $F_{1,58}=163,07$, $p<0,001$). El tamaño de grupo fue la variable que más influyó sobre las estimas de la densidad y del IKA, de manera que a mayor gregarismo se encontraron estimas más elevadas de densidad y de abundancia (Tabla 3). Así mismo, a distancias cortas la estima de la densidad era más alta. Por otra parte, el coeficiente de variación de ambas variables, densidad e IKA, aumentaba con el tamaño de grupo, pero además, en el caso de la densidad, también aumentaba con la disminución de la visibilidad (CV Densidad: $r=0,85$, $F_{2,80}=100,97$, $p<0,001$, Beta del TG=-0,73, del IV=0,22; CV IKA: $r=0,88$, $F_{2,57}=96,08$, $p<0,001$, Beta del TG=-0,83, del IV=0,11, no significativo). Estos resultados sugieren que el IKA ofrece una estima robusta y simple de la abundancia de individuos de la población, si se utiliza un conjunto de transectos distribuidos de forma representativa por el área de estudio.

Variable	B	DE	B *	t	P	R ²
Intercepto	0,66	0,36		0,84	0,07	
Tamaño de grupo	1,16	0,14	0,75	8,43	0,001	0,31
Dist. De detección	-1,06	-0,17	-0,55	-6,42	0,001	0,54
Índice de visibilidad	-0,49	-0,31	-0,13	-1,60	0,11	0,55

*Valor estandarizado

Variable	B	DE	B *	t	P	R ²
Intercepto	-0,33	0,07		-4,72	0,001	
Tamaño de grupo	1,25	0,10	0,86	12,77	0,001	0,74

* Valor estandarizado

Tabla A.3.3. Resultados del análisis de regresión por pasos entre las estimas de densidad (arriba) y los IKAs (debajo) de ciervos y dos variables que aumentan su variabilidad (vér la Tabla 2).

Generación de nuevas estimas de densidad

En el área y condiciones de este estudio, la alta correlación de la estima de la densidad, ya sea con el IKA truncado o con el IKA calculado con el número total de individuos (IKAt, sin truncar los datos: densidad= $0,0376+0,0377*IKAt$, $N=85$, $p<0,01$, $r=0,89$; correlación entre IKA truncado-IKAt= 0,99, $N=62$, $p<0,001$), supone que a igual número de individuos e igual longitud de transecto, la densidad predicha es similar para cualquiera de los sectores de estudio, con independencia de la diferencia de visibilidad que existe entre ellos. Las rectas de regresión generadas para dos conjuntos de transectos correspondientes a índices de visibilidad mayores o menores de 3, mostraron que para visibilidades altas (índice < 3) la varianza explicada fue solo ligeramente mayor que cuando se utilizaron todos los datos (densidad= $-0,006+0,040*IKAt$, $F_{1,40}=290,00$, $p<0,001$, $r=0,94$). Esta varianza fue, en cambio, mucho menor para el conjunto de transectos con visibilidad baja (índice > 3 ; densidad= $0,062+0,038*IKAt$, $F_{1,41}=13,66$, $p<0,001$, $r=0,50$), transectos también con menor número de individuos detectados, sugiriendo que la recta de regresión efectuada con

todos los transectos ofrece una estima en conjunto más fiable. En consecuencia, los valores de densidad ausentes o con coeficientes de variación superiores al 30% se predijeron a partir de la recta de regresión entre las estimas de densidad y el IKA calculado con todos los datos (IKAt), único IKA disponible para los transectos para los que no se pudo estimar la densidad mediante el DISTANCE debido al reducido número de individuos detectados.

De los 46 transectos con observaciones de gamo solo 13 contaron con más de 29 individuos detectados. La varianza explicada por la regresión entre las estimas de la densidad y los IKAs fue menor que en el caso del ciervo ($\text{densidad} = -0.037 + 0.055 \cdot \text{IKA}$, $r = 0.759$, $F(1,11) = 14.94$, $p < 0.003$), debido posiblemente al bajo número de transectos introducidos en el análisis.

Apéndice 4. Valores estacionales medios y desviaciones estándar de los índices de uso del hábitat para el ciervo y el gamo. H': Diversidad de uso anual.

CIERVO	Otoño, N=14	Invierno, N=15	Primav., N=16	Verano, N=8	H'
P	0.44±1.64	2.31±6.02	1.93±6.15	1.62±3.08	1.83
PR	0	1.04±3.33	1.15±3.12	10.87±12.48	0.82
PS	6.75±10.60	16.80±33.46	3.83±6.13	1.90±2.33	1.59
PD	1.93±7.21	0	2.49±9.96	0	0.99
PM	15.58±34.95	39.76±70.45	12.70±17.32	5.04±8.53	1.66
MA	5.09±13.68	5.26±11.43	11.26±25.77	4.21±7.25	1.88
MAB	8.44±19.41	3.38±7.19	2.22±5.93	0	1.36
M	3.07±9.19	1.21±4.70	4.94±9.01	25.19±37.98	1.21
E	1.35±4.69	13.46±23.90	8.67±17.04	6.62±10.63	1.72
V	13.69±18.29	3.76±9.14	5.23±8.01	12.52±13.54	1.81
N	28.55±48.34	8.49±20.92	6.23±19.35	1.52±4.29	1.43
DP	11.82±22.71	43.99±58.70	28.26±95.02	11.39±14.93	1.77
DA	0	0	1.42±4.55	0	0
D	18.12±32.29	8.11±21.72	1.02±4.07	0	1.09
C	18.23±25.38	58.76±62.84	11.58±18.28	49.99±59.67	1.74

GAMO	Otoño, N=5	Invierno, N=7	Primav., N=12	Verano, N=9	H'
PR	0	0	0	0	0
PS	1.59±2.61	4.75±12.58	3.13±5.05	2.35±4.04	1.89
PD	0	0	22.14±54.43	0	0
PM	3.84±4.86	2.17±5.74	1.68±3.39	0	1.49
MA	0	0	0	0	0
MAB	0	0	0	0	0
E	0	0	0	0	0
V	0	0	0	0	0
N	3.29±3.69	3.59±6.94	0.65±1.53	1.15±2.33	1.72
DP	4.23±6.61	5.05±6.74	10.67±30.32	0.49±0.79	1.59
DA	0	0	0.25±0.86	0.66±1.99	0.85
D	14.33±20.11	5.81±9.65	3.26±7.29	5.23±9.11	1.77
C	4.35±6.65	8.63±10.93	4.33±6.74	4.70±10.54	1.93

CAPÍTULO 9

GREGARISMO EN CIERVO, GAMO Y CORZO

Resumen

Este capítulo complementa los resultados del anterior, profundizando en los efectos del gregarismo sobre el uso espacio-temporal del territorio por el ciervo, el gamo y el corzo, así como en el uso y selección de hábitat del ciervo y del gamo. También analiza el uso del hábitat efectuado por las crías recién nacidas que forman parte de los grupos matriarcales y mixtos, y la relación entre la morfología y el hábitat en los grupos de machos de ciervo. El tamaño medio anual de grupo varió entre especies, siendo mayor en el gamo. El corzo no tuvo un comportamiento gregario. Tanto en el ciervo como en el gamo, el tamaño de grupo incrementaba a medida que la estructura del hábitat se hacía más abierta, de aquí que en el ciervo los tamaños de grupo fueran bastante mayores en los hábitats abiertos de la raña, sobre todo en Las Navas, que en los del monte. Las mayores agregaciones de ciervo se produjeron en invierno en las Navas, sector en el que también los gamos fueron más abundantes.

No se encontró segregación sexual completa fuera de la época de celo ni en el ciervo y ni en el gamo. Aunque los grupos mixtos fueron más abundantes en otoño, permanecieron de forma conspicua en invierno y, en el caso del ciervo, también en primavera, épocas en que el tamaño de estos grupos era mayor, siempre en los hábitats abiertos de la raña. No obstante, los grupos de ciervo más abundantes, en general, fueron los matrilineales, mientras que en el gamo lo fueron los de machos en primavera y verano. En otoño todos los grupos de ciervo seleccionaron las dehesas de mediana cobertura del río de Las Navas. Sin embargo, en invierno se encontraron diferencias significativas en la selección de hábitat por cada tipo de grupo. Los machos de ciervo con mayor número de puntas seleccionaron los hábitats con mayor cobertura de matorral y arbustiva de quercíneas del monte, mientras que los machos con menor número de puntas formaron parte de grupos mixtos que seleccionaban los cultivos. En primavera las hembras solitarias seleccionaron los matorrales y fondos de valle. En verano, las crías recién nacidas eran más abundantes en los grupos mixtos que se formaban en las áreas abiertas, especialmente, sobre los cultivos. El hábitat más utilizado por todos los grupos de gamo fueron las dehesas de mayor cobertura. En esta especie los grupos de machos fueron los más selectivos.

9.1. Introducción

Las relaciones entre la abundancia y el reparto del espacio entre los individuos de una o varias poblaciones han sido objeto de numerosos estudios. En ellos se han ofrecido varias explicaciones basadas fundamentalmente en la especialización ecológica de las especies, en las diferencias interespecíficas de los movimientos por el territorio o en el patrón de distribución de los hábitats (ver Vernier y Fahrig 1998, para una revisión sobre el tema). Pero, además, los requerimientos tróficos de los animales, la disponibilidad y calidad del alimento y su relación con el tamaño corporal y estructura anatómica (Gordon e Illius 1989, Hirotani 1990), así como la organización social (Hannu y Ranta 1998), contribuyen también a la diversificación de las estrategias intraespecíficas de uso del espacio. Estas estrategias son comunes en ungulados, por lo que se les reconoce una importante plasticidad ecológica (Apollonio *et al.* 1998). El ciervo y el gamo son dos especies con una notable capacidad de adaptación a las condiciones ambientales (Clutton-Brock *et al.* 1982, Apollonio *et al.* 1998) y el corzo, descrito como un típico especialista forestal (Batcheler 1960, Maublanc *et al.* 1985, Delibes-Senna 1996), coincidente con su comportamiento en Quintos de Mora y otras áreas de la Península Ibérica (Sáez-Royuela y Tellería 1991, Braza *et al.* 1994), ha modificado sus hábitos en gran parte de Europa Central para adaptarse al aprovechamiento de las agrocenosis (Bresinski 1982, Zejda 1978).

En especies dimórficas como éstas, existe una marcada segregación sexual fuera de la época de celo, bien documentada en la bibliografía (Clutton-Brock *et al.* 1982, McCullough *et al.* 1989, Miquelle *et al.* 1992). Dicha segregación a menudo resulta en un reparto del nicho trófico (Staines *et al.* 1982), si bien puede que solo se produzca una segregación espacial (McCullough *et al.* 1989). Miquelle *et al.* (1992), en una revisión sobre este tema, encontraron once hipótesis propuestas para explicar los patrones de segregación en ungulados. Entre las causas o el significado adaptativo subyacente, destacaban principalmente la predación, la relación condición corporal - gasto energético estacional, y el comportamiento social. Vernier y Fahrig (1998), desde una perspectiva integradora de estos conceptos, entendieron que las distintas estrategias vitales de machos y hembras fuera de la época de celo se debían a un compromiso entre el óptimo forrajero y el

riesgo de predación. Durante el celo, por lo general, los machos se unen a los grupos de hembras y las siguen por su área de campeo (Apollonio *et al.* 1998, Carranza *et al.* 1990). En este caso las estrategias adaptativas de los machos se dirigen a conseguir el mayor acceso posible a las hembras receptivas (Clutton-Brock y Albon 1978). En estas especies, el acceso a las hembras en estro es básicamente controlado por una pequeña proporción de machos adultos (Gibson y Guinness 1980). Pero además de la edad, la jerarquía de dominancia interviene, a lo largo de todo el año, en las relaciones de competencia por los recursos que sostienen tanto machos como hembras, especialmente en áreas con altas densidades de ungulados y/o escasa disponibilidad trófica (Appleby 1983).

En consecuencia, la segregación sexual, la estructura de edades de la población y la jerarquía establecida entre los individuos modelan los patrones de uso del espacio y selección de hábitat de algunas especies de ungulados, entre ellas, el ciervo y el gamo. Dado que la conducta social es el medio a través del cual se produce una buena parte de la competencia intraespecífica (Hirth 1977, Vaughan 1986, Pusey y Packer 1997, Saitoh *et al.* 1999), parece de especial interés el estudio de la organización social y sus variaciones estacionales e interespecíficas para comprender los patrones de abundancia y distribución de los animales y diseñar planes técnicos de manejo acertados cuando concurren varias especies de ungulados en un territorio.

Los estudios del gregarismo de ungulados en el Mediterráneo son muy escasos, y los realizados se han concentrado, fundamentalmente, en el sur de España (Alvarez *et al.* 1975, Jodra 1981, Carranza 1986 y 1988, Braza *et al.* 1990, Carranza *et al.* 1990). La mayor parte de ellos han abordado aspectos relativos a la organización interna de los grupos, especialmente, a la información transmitida entre individuos dentro de los grupos (Alvarez *et al.* 1975, Recuerda y Arias de Reina 1980), así como a las relaciones de parentesco y liderazgo (Carranza y Arias de Reina 1987). Sin embargo, los estudios de organización social han recibido mayor atención en latitudes septentrionales, especialmente los de ciervo y corzo (Clutton-Brock *et al.* 1982, Maublanc *et al.* 1985, Jeppesen 1987, Albon *et al.* 1992), mientras que los estudios de gamo son muy escasos en correspondencia con su reducida distribución (Braza *et al.* 1989, Apollonio *et al.* 1998). En los últimos años,

algunos estudios han tratado sobre los factores adaptativos que explican la organización social en un gradiente de complejidad vegetal (Jarman 1974, Hirth 1977, Schaal 1982, Maublanc *et al.* 1985).

Siguiendo esta línea de trabajo, el presente estudio se propuso analizar la variación espacial y temporal de la configuración de los grupos de ciervo, gamo y, en menor medida, de corzo, atendiendo especialmente a las diferencias en el tamaño y composición de los grupos entre hábitats. En el caso del ciervo, el tamaño de su población permitió además el estudio de la relación entre la morfología de los machos y el uso del hábitat. Estos aspectos pretenden afinar el conocimiento de las estrategias de uso del espacio del ciervo, el gamo y el corzo en Quintos de Mora, iniciado en el capítulo anterior.

9.2. Material y métodos

Se estudió la variabilidad espacial y temporal del gregarismo en las poblaciones de ciervo y de gamo de Quintos de Mora, mientras que la falta de comportamiento gregario y el escaso tamaño de muestra impidió profundizar en el estudio del corzo. La técnica de censos y los periodos y sectores de estudio han sido descritos en el capítulo anterior. El método seguido fue el transecto lineal con banda variable (Burnham *et al.* 1980, Buckland *et al.* 1993). Se utilizaron los registros diarios y estacionales de las observaciones realizadas, ya fueran individuos solitarios o grupos, clasificados por transectos, que fueron las unidades de muestreo a efectos de análisis.

Un grupo fue definido como dos o más individuos separados por menos de 100 m, de acuerdo con Miquelle *et al.* (1992). Siguiendo a estos autores, se definieron, aparte de los individuos solitarios (M, machos y H, hembras), 4 tipos de grupos:

- 1) Grupos mixtos (MX), formados por al menos una hembra adulta y un macho adulto, con independencia de la presencia de otros tipos de individuos.
- 2) Grupos matrilineales (MT), constituidos por hembras adultas con crías de menos de un año y/o jóvenes de uno u otro sexo entre 1 y 2 años de edad.

- 3) Grupos de machos (MM), que pueden ser adultos, machos de menos de 2 años o combinados.
- 4) Grupos de hembras (HH), los cuales pueden incluir machos de menos de 2 años, pero sin crías del año.

El número de grupos contactados en cada transecto fue insuficiente para obtener densidades por tipos de grupo (Burnham *et al.* 1980), por lo que fue necesario explorar los datos para obtener un índice de abundancia adecuado. Se comprobó la existencia de una correlación significativa (r de Spearman) entre el IKA y la densidad de individuos de ciervo por sectores de Quintos de Mora (solana: $n=14$, $r=0,55$, $p<0,05$; umbría, $n=14$, $r=0,51$, $p=0,06$; Navas: $n=12$, $r=0,91$, $p<0,001$; Bermú: $n=13$, $r=0,73$, $p<0,01$). Basándonos en este resultado, se decidió utilizar los IKAs de cada tipo de grupo por transecto para analizar el gregarismo. Así mismo, se calcularon los IKAs del número de grupos de tamaño pequeño (de 1 a 10 individuos; GRP) y del número de manadas (más de 10 individuos; GRM), con el fin de valorar conjuntamente las variaciones en número y composición del gregarismo.

9.2.1. Variación espacio-temporal

Se efectuaron análisis de varianza (ANOVA) de dos y tres factores para estudiar la variación estacional y diaria de la distribución de la abundancia relativa de cada tipo de grupo en ambas especies. Los análisis estacionales de ciervo se hicieron sin considerar los datos de la parte central del día en primavera-verano, así como tampoco los de primera hora de la mañana en verano, para evitar la influencia de la menor detectabilidad a estas horas del día. En los de gamo se incluyeron los datos de los tres períodos de primavera y verano, ya que no hay diferencias significativas entre períodos horarios (capítulo anterior). Para el estudio de la variación horaria, se analizaron separadamente los cambios entre la mañana (PM) y la tarde (ST) en las cuatro estaciones del año y entre la mañana (PM), la parte central del día (MD) y la última hora de la tarde (ST) en primavera y verano, dado que, como hemos visto, existen diferencias entre períodos horarios. Se exploró la normalidad y homoscedasticidad (mediante el test de Bartlett) de las variables antes de

proceder a su análisis (Sokal y Rohlf 1981). En los casos de incumplimiento de estas condiciones se efectuaron pruebas no paramétricas (U de Mann-Whitney y test de Kruskal-Wallis). Cuando los ANOVAs mostraron efectos significativos, las diferencias entre cada par de comparaciones posibles se inspeccionaron mediante el test de Tukey para comparaciones múltiples (las diferencias significativas se señalan, sin especificar la p , a partir de $p \leq 0,05$). También se utilizaron MANOVAs para analizar la influencia conjunta de la estación y el sector sobre varias variables dependientes (los tipos de grupos); el parámetro descriptivo utilizado es la R de Rao.

9.2.2. Uso y selección del hábitat

El estudio del uso y la selección de hábitat se realizó con el mismo procedimiento que en el capítulo anterior. Se consideraron solamente las observaciones de individuos o grupos registrados dentro de la banda de ocultación estimada para cada tipo de hábitat, a partir de las que se obtuvieron índices de uso (IU: en km^2) por hábitat para cada transecto (véanse los métodos del capítulo 8 para más detalles). La amplitud de uso del hábitat por transecto se expresó con un índice de amplitud corregida $A = eH'/eH'_{\text{máx}}$ (Hill 1973 -véase el Capítulo anterior-, a partir del índice de Pielou: Pielou 1969, McCullough *et al.* 1989), donde eH' es el antilogaritmo de la diversidad Hill 1973; véase el Capítulo anterior. La variación por estaciones de la amplitud de uso y de los índices de uso de cada hábitat se analizó mediante ANOVAs. Los datos de corzo no se consideraron a causa del bajo número de individuos detectados.

La selección de hábitat se analizó mediante comparación (χ^2 de bondad de ajuste) de las distribuciones de las frecuencias observadas y esperadas en cada tipo de hábitat para cada estación y sector. Dichas frecuencias se obtuvieron para los individuos solitarios y grupos de ciervo y gamo mediante el procedimiento descrito en el capítulo anterior. De igual manera, se calcularon índices estandarizados de preferencia (Johnson 1980) como la diferencia entre los valores porcentuales de las frecuencias observadas y las esperadas (Sinclair 1985).

Para el análisis de la influencia del hábitat, de la estación y del tipo de grupo sobre el tamaño de grupo, los hábitats fueron agrupados en función de la banda media de ocultación estimada para cada tipo de hábitat (Alvarez 1988, capítulo anterior). Así, 11 de los 15 hábitats considerados en el capítulo anterior se agruparon en tres grandes hábitats (se eliminaron 4 por el escaso nº de contactos observados en ellos): hábitat 3 (monte alto -MA, monte alto con escasa cobertura arbustiva -MAB-, matorrales -M- y fondo de valle -V), el de estructura más compleja, con 0 a 113 m de banda de ocultación); hábitat 2 (pinar con matorral -PM-, encinar y quejigar de la raña -E-, dehesa de alta cobertura, alrededor de un 30% -D), de complejidad mediana, con 113 a 200 m de banda; y hábitat 1 (pinar sin matorral -PS-, dehesa del río de las Navas con cerca de un 20% de cobertura -N-, dehesas claras de cobertura inferior al 10% -DP-, cultivos -C), solo con estrato arbóreo y/o herbáceo, con más de 200 m de banda de ocultación. Ello redujo el número de niveles del factor hábitat y permitió efectuar los ANOVAs.

Por último, se efectuaron análisis de regresión por pasos para identificar modelos que predijeran cambios en el tamaño de grupo de ciervo en función de la estructura de la vegetación. Se hicieron dos análisis, para el conjunto de las observaciones con presencia de hembras (grupos mixtos, matrilineales, grupos de hembras y hembras solitarias) en invierno y primavera. Estos grupos son los más representativos por su abundancia y distribución, mientras que las épocas elegidas son las más relevantes en cuanto a la restricción y abundancia del alimento, respectivamente (Alvarez y Ramos 1991a). Se analizó la respuesta del tamaño de grupo (variable dependiente) a una serie de variables muestreadas en un radio de 25 m alrededor del centro de cada observación: cobertura y altura del estrato herbáceo (CPS y HPS), cobertura y altura del matorral (0 a 2 m de altura, CMAT y HMAT), cobertura del estrato arbustivo (2-4 m, CABT), cobertura del estrato arbóreo (desde 4 m, CARB), cobertura de *Pinus* spp. (CP), cobertura de *Quercus pyrenaica* (CQP), y cobertura de otras quercíneas (CQ). Las coberturas se estimaron como porcentajes en intervalos de 10% (Prodon y Lebreton 1981) y las alturas se expresaron en centímetros.

Tamaño de la cuerna y uso del hábitat en los grupos de machos de ciervo

Estudios previos han sugerido la existencia de una relación entre el rango social de los machos de ciervo y el tamaño de la cuerna (Bartos *et al.* 1987, Carranza 1991), y entre este y la alimentación (Alvarez *et al.* 1991). Entre las variables que caracterizan la cuerna (véase la revisión de Zejda y Babicka 1983), la única que puede registrarse a distancia, es el número de puntas. Así pues, para cada observación de un grupo o individuo solitario se registró, siempre que fue posible, el número de puntas de la cuerna. Para indagar la existencia de alguna relación entre el rango social de los machos de ciervo y el uso del hábitat, se efectuaron tres análisis de regresión por pasos con los datos de otoño, invierno y primavera (no se disponía de datos de estructura de vegetación en verano), siendo la variable dependiente el número de puntas y las variables independientes las de estructura del hábitat descritas anteriormente. Se utilizó la transformación arcoseno para normalizar las variables de cobertura y log10 para las alturas (Zar 1984).

Se utilizó un análisis de componentes principales para ordenar los individuos por el número de puntas de la cuerna en el espacio factorial definido por la estructura de vegetación de los hábitats ocupados en invierno. A partir de esta ordenación, se eligieron *a posteriori* tres puntos de corte del número de puntas: 1) de más de 10 puntas, 2) entre 3 y 10 puntas y 3) de 2 puntas. Estos grupos se utilizaron como factor de clasificación en dos ANOVAs en los que las variables dependientes fueron las dos primeras variables que contribuyeron significativamente a explicar la variación en el número de puntas en el análisis de regresión, con objeto de comprobar si ambas variables diferían significativamente entre los hábitats ocupados por las clases de machos definidas.

9.3. Resultados

9.3.1 Variación espacio-temporal

El tamaño medio anual de los grupos de gamo fue significativamente mayor que el de los grupos de ciervo y corzo y el de ciervo superior al de corzo. La variación estacional del tamaño de grupo fue similar entre especies (ANOVA: Especie $F_{2,81}=20,17$, $p<0,001$; Estación $F_{3,81}=1,36$, $p=0,26$; Esp.xEst. $F_{6,81}=0,66$, $p=0,69$); solo se registraron diferencias significativas entre los pares ciervo-corzo y gamo-corzo en primavera y gamo-corzo en verano (Tabla 1).

	Anual		Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$
Ciervo total	53	$5,73 \pm 4,89$	14	$3,72 \pm 1,25$	15	$8,04 \pm 6,09$	16	$5,93 \pm 5,87$	8	$4,52 \pm 2,38$
Ciervo monte	28	$3,26 \pm 1,30$	8	$3,11 \pm 0,81$	8	$3,75 \pm 1,25$	8	$2,78 \pm 1,54$	4	$3,55 \pm 1,72$
Ciervo raña	25	$8,50 \pm 5,90$	6	$4,53 \pm 1,32$	7	$12,94 \pm 5,66$	8	$9,09 \pm 6,97$	4	$5,50 \pm 2,77$
Gamo	30	$8,18 \pm 4,80$	5	$4,72 \pm 1,68$	6	$9,98 \pm 2,43$	14	$9,62 \pm 6,05$	5	$5,46 \pm 1,16$
Corzo	9	$1,44 \pm 0,73$	2	$2,00 \pm 1,41$	1	$2,00 \pm 0,00$	3	$1,00 \pm 0,00$	3	$1,33 \pm 0,58$

Tabla 1. Tamaño medio de los grupos de ciervo, gamo y corzo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) en sus áreas de distribución. N: nº de transectos con observaciones de grupos.

9.3.1.1. Ciervo

El tamaño medio de grupo fue mucho mayor en la raña que en el monte (Tabla 1, $F_{1,51}=20,99$, $p<0,001$). También difirió entre estaciones y sectores (ANOVA: Estación, $F_{3,37}=4,30$, $p=0,01$; Sector, $F_{3,37}=5,99$, $p=0,002$; ExS no significativa), observándose los mayores tamaños de grupo en el sector de Las Navas, especialmente en invierno. La abundancia de grupos pequeños y de manadas fueron afectados significativamente de forma conjunta por los factores estación y sector (MANOVA: Estación, $R_{6,72}=5,09$, $p<0,001$; Sector, $R_{6,72}=6,03$, $p<0,001$; ExS, $R_{18,72}=1,76$, $p<0,05$). En otoño, el tamaño medio de grupo en Las Navas fue significativamente menor que en invierno ($5,03 \pm 1,32$ vs

16,48±2,41), y dominaron los grupos pequeños sobre las grandes manadas en mayor medida que en el resto de las estaciones del año (Fig. 1), si bien no se apreciaron diferencias significativas. En invierno se registró el mayor número de manadas, también en Las Navas, de forma paralela al incremento de la densidad (ind/ha).

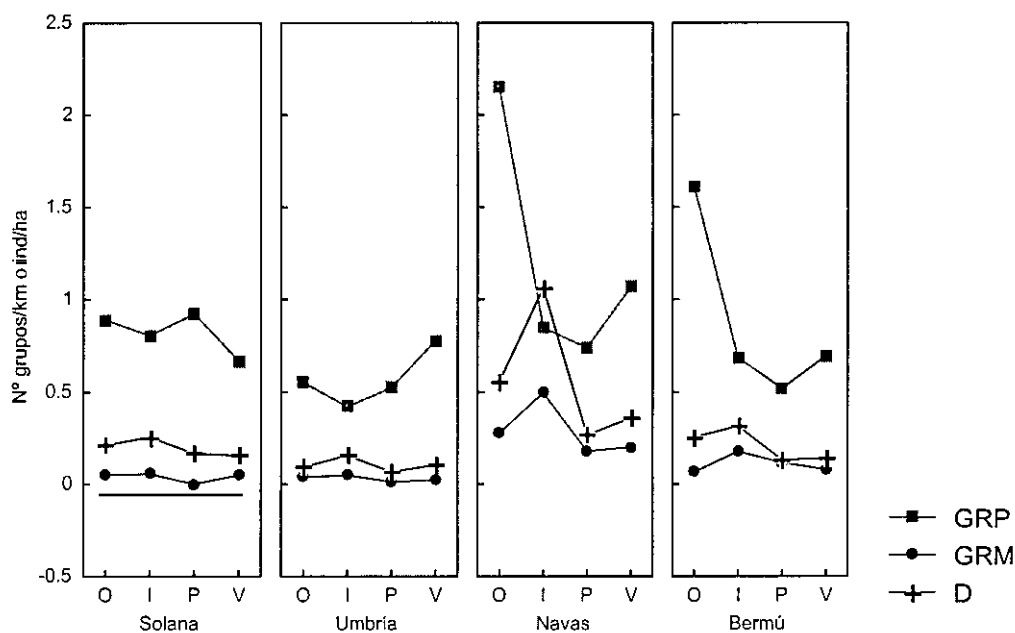


Figura 1. Variación estacional y por sectores de la abundancia (nº de grupos/Km) de grupos pequeños (GRP) y de manadas (GRM) de ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). D: densidad de ciervos (individuos/ha).

Los tamaños medios de cada tipo de grupo difirieron significativamente en el cómputo anual (Tabla 2, Grupo, $F_{3,304}=18,04$, $p<0,001$); los grupos mixtos fueron significativamente mayores que el resto de los grupos. Estas diferencias se debieron a los elevados valores de los grupos mixtos en invierno y primavera, estaciones en las que difirieron significativamente del resto (Tabla 2, Estación, $F_{3,304}=2,17$, $p=0,09$; GxE, $F_{9,304}=2,34$, $p=0,01$). Tales diferencias solo se apreciaron en las Navas y en el Bermú, pero el reducido tamaño de muestra no permitió analizar estadísticamente la influencia del factor sector.

	Anual		Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$
Matrilineal(MT)	174	5.37 \pm 5.80	46	3.42 \pm 1.64	51	8.95 \pm 9.44	48	4.35 \pm 2.09	29	3.88 \pm 1.85
Mixto (MX)	92	13.84 \pm 20.18	40	6.32 \pm 4.26	27	23.57 \pm 29.82	11	20.73 \pm 23.69	14	11.12 \pm 12.99
Machos (MM)	17	2.59 \pm 0.80	3	2.00 \pm 0.00	4	2.75 \pm 0.96	5	3.00 \pm 1.00	5	2.40 \pm 0.55
Hembras (HH)	37	2.92 \pm 1.28	13	3.19 \pm 1.11	10	3.45 \pm 1.89	9	2.22 \pm 0.44	5	2.40 \pm 0.55

Tabla 2. Tamaño de grupo en el ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según estaciones y tipos de grupo. Test de Tukey MX en invierno y primavera vs resto de grupos, $p < 0,03$. N: n° de grupos observados. El n° de grupos observados de machos (M) y hembras (H) solitarios fue de 63 y 65, respectivamente.

También se analizó conjuntamente la variación estacional y entre sectores de la abundancia de los cuatro tipos de grupos definidos y de los individuos adultos solitarios (machos y hembras), encontrando resultados significativos para los dos factores (Fig. 2; MANOVA: Estación, $R_{18,90}=1,88$, $p=0,03$; Sector, $R_{18,90}=3,41$, $p<0,001$; ExS, $R_{54,167}=1,10$, $p=0,32$). Los grupos matrilineales fueron los más abundantes, seguidos de los grupos mixtos, y mostraron diferencias significativas entre sectores, destacando en el otoño y en el invierno en la raña (ANOVA estación por sector para la abundancia de los grupos matrilineales; sector: $F_{3,37}=6,90$, $p=0,001$). La distribución de los grupos mixtos difirió entre estaciones ($F_{3,37}=4,42$, $p=0,009$), con mayores abundancias en el otoño en la raña, especialmente en el sector de Las Navas (test de Tukey entre Las Navas y la umbría). Por su parte, los grupos de hembras se repartieron por el territorio de forma bastante homogénea, salvo en invierno, cuando fueron más abundantes en el sector de Las Navas ($F_{3,37}=3,58$, $p=0,02$). Los grupos de machos fueron los más escasos; abundaron algo más en verano, especialmente en la umbría, mostrando diferencias significativas entre sectores ($F_{3,37}=3,48$, $p=0,03$). En el monte, los individuos solitarios fueron más abundantes que los grupos (Fig. 2); las hembras solitarias fueron más abundantes en la solana (diferencias significativas entre sectores; $F_{3,37}=4,67$, $p=0,007$), especialmente en primavera (solana-Las Navas) y, en menor medida (sin diferencias significativas), durante el verano. Los cambios en la distribución de los

machos solitarios no llegaron a reflejar diferencias significativas, si bien se apreció una mayor abundancia de los mismos en otoño ($F_{3,37}=2,53$, $p=0,07$), sobre todo en el sector de Las Navas.

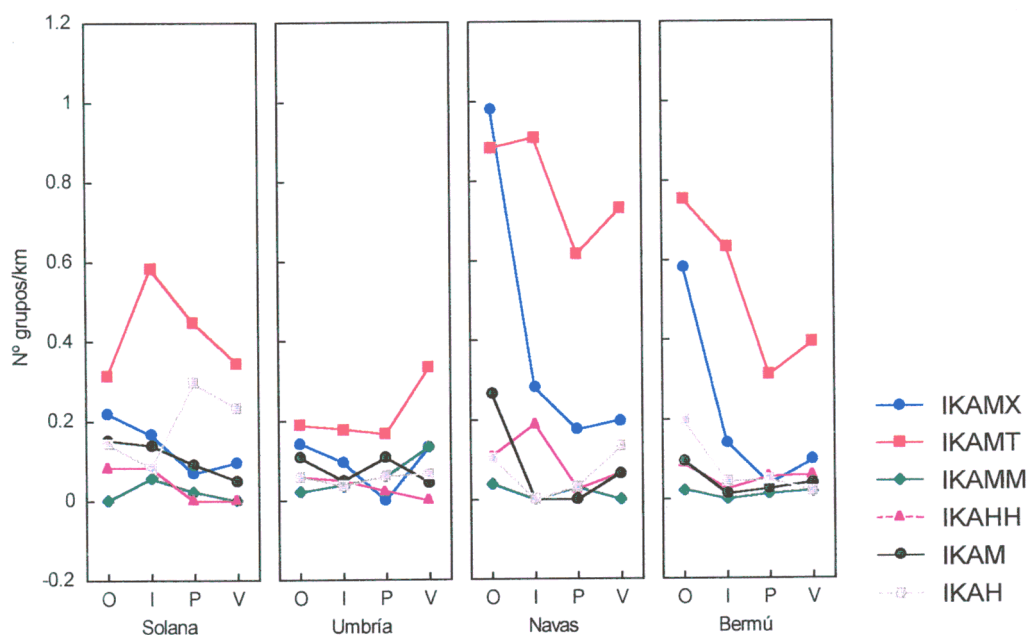


Figura 2. Variación estacional y por sectores de la abundancia de los tipos de grupos (nº grupos/km) de ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). MX= grupos mixtos, MT= grupos matrilineales, HH= grupos de hembras, MM= grupos de machos, M= machos adultos solitarios y H= hembras adultas solitarias.

9.3.1.2. Gamo

No se apreciaron diferencias significativas en el tamaño de grupo entre estaciones ($F_{3,20}=1,33$, $p=0,29$). Tampoco entre sectores de la raña ($F_{1,20}=0,85$, $p=0,37$), si bien se observó una tendencia a la formación de grupos más numerosos en el Bermú ($\bar{x} \pm DE$: $6,71 \pm 2,63$ vs $10,41 \pm 6,63$, Navas y Bermú respectivamente). La abundancia de grupos pequeños fue siempre mayor en las Navas que en el Bermú (Fig. 3, ANOVA: Sector, $F_{1,25}=20,47$, $p<0,001$), aunque solo se encontraron diferencias significativas en el verano (test de Tukey de ANOVA n.s. para el factor estación). Las manadas fueron también más abundantes en Las Navas (ANOVA: Sector, $F_{1,25}= 8,33$, $p<0,01$).

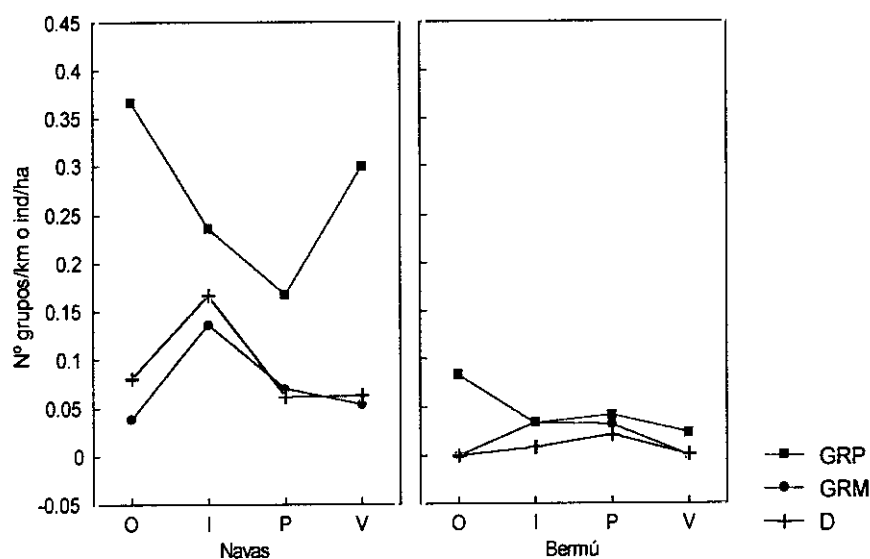


Figura 3. Variación estacional y por sectores de la abundancia de grupos (nº grupos/Km) pequeños (GRP) y de manadas (GRM) de gamos en Quintos de Mora (otoño 1986- verano 1987). D: densidad de gamos (individuos/ha).

No se encontraron diferencias significativas en el tamaño medio anual de grupo entre tipos de grupo (Tabla 3; $F_{3,40}=1,46$, $p=0,24$). El examen de los datos estacionales, con tamaños de muestra insuficientes para efectuar análisis estadísticos, revela una tendencia a un mayor tamaño de los grupos mixtos en otoño, y de los grupos matrilineales y de machos en primavera (Tabla 3).

	Anual		Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$
Matrilineal(MT)	18	8,39±4,54	4	3,63±1,97	6	11,00±2,61	5	10,40±5,86	3	6,17±0,29
Mixto (MX)	16	7,59±3,69	8	6,75±2,82	6	9,75±4,29	1	3,00±0,00	1	6,00±0,00
Machos (MM)	29	6,84±4,42	6	3,67±2,16	5	7,20±2,68	10	9,03±5,95	8	6,25±3,05
Hembras (HH)	6	4,92±2,91	0		1	5,00±0,00	5	4,90±3,25	0	

Tabla 3. Tamaños medios de grupo de gamo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según estaciones y tipos de grupo. N: n° de grupos observados. El n° de grupos observados de machos (M) y hembras (H) solitarios fue de 6 y 3, respectivamente.

El análisis conjunto de todos los grupos arrojó diferencias significativas en su abundancia,

tanto entre estaciones como entre sectores de la raña (MANOVA: Estación, $R_{18,57}=1,77$, $p=0,05$; Sector, $R_{6,20}=5,48$, $p=0,002$; ExS, n.s.). La abundancia de los distintos tipos de grupo no varió entre estaciones en el Bermú, de manera que las diferencias encontradas se produjeron en Las Navas (Fig. 4). La abundancia de grupos mixtos contribuyó decisivamente a las diferencias significativas encontradas para ambos factores (ANOVA: Estación, $F_{3,25}=6,35$, $p<0,002$; Sector, $F_{1,25}=8,54$, $p<0,007$). En invierno, los grupos mixtos fueron significativamente más abundantes en Las Navas que en el Bermú, y en Las Navas fueron más abundantes en otoño que en primavera y verano, y en invierno que en primavera y verano, como en el ciervo. Los grupos de machos, siempre abundantes, dominaron en primavera y sobre todo en verano, también en Las Navas (ANOVA: Sector, $F_{1,25}=20,90$, $p<0,0001$; diferencias significativas entre Las Navas y Bermú en verano). El resto de los tipos de grupos, así como los individuos solitarios, no mostraron diferencias significativas ni entre estaciones ni entre sectores de la raña.

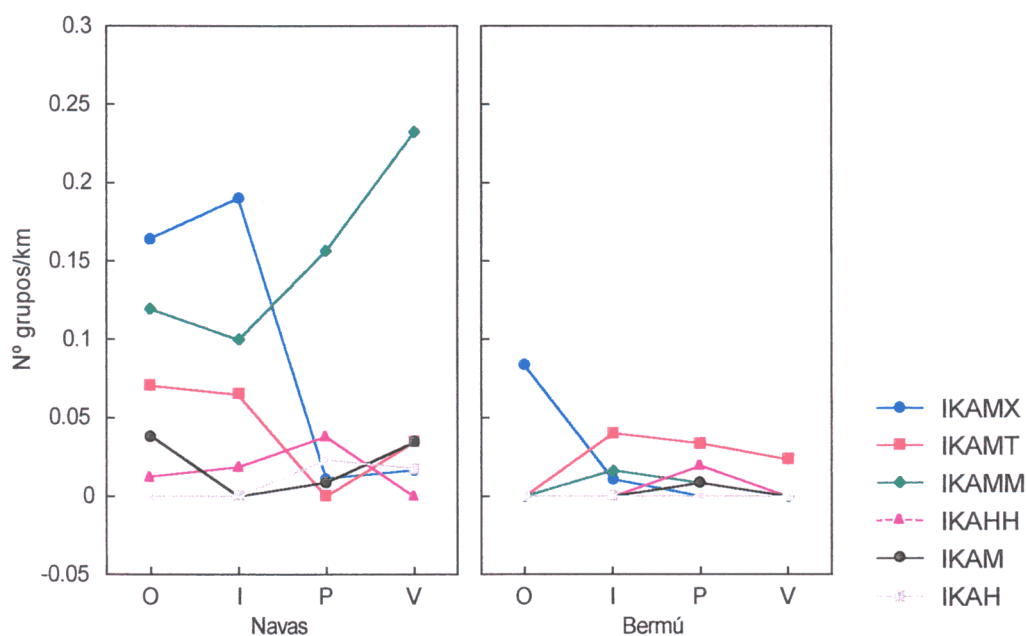


Figura 4. Variación por estaciones y sectores de la abundancia de los tipos de grupos (nº grupos/km) de gamo, en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). MX: grupos mixtos; MT: grupos matrilineales; MM: grupos de machos; HH: grupos de hembras; M: machos solitarios; H: hembras solitarias.

9.3.1.3. *Corzo*

No se encontraron diferencias significativas en el tamaño de grupo entre estaciones (test de Kruskal-Wallis, $H_{3,9}=3,09$, $p<0,38$); el tamaño medio de grupo osciló entre 1 ± 0 (media \pm DE) en primavera y $2\pm 1,41$ en otoño (Tabla 1). El tamaño de muestra fue demasiado reducido para efectuar análisis estadísticos, pero los datos recogidos reflejan una mayor abundancia de machos solitarios en otoño, de hembras solitarias en primavera y de grupos matrilineales en invierno y especialmente en el verano.

9.3.2. Variación entre hábitats

9.3.2.1. *Ciervo*

Tamaño de grupo. El tamaño medio anual de grupo varió significativamente entre hábitats ($F_{14,305}=2,66$, $p<0,001$); los mayores tamaños de grupo se observaron en los cultivos (significativamente mayores que en PM, PS, MA y V; siglas en la Fig. 5). Los hábitats se agruparon para facilitar los análisis estacionales (véase el apartado 9.2.2.); en el conjunto de hábitats de estructura más abierta (Háb 1: cultivos, dehesas y pinares sin matorral) se encontraron tamaños de grupo muy superiores a los vistos en los otros dos conjuntos de hábitats, especialmente en invierno (ANOVA: Estación, $F_{3,190}=3,81$, $p<0,01$; Hábitat, $F_{2,190}=3,72$, $p=0,0001$; ExH ns; diferencias significativas Háb.1 en invierno con todos los demás salvo con Háb.2 en inv.). De nuevo, estas diferencias fueron aparentemente atribuibles a los grupos mixtos y, en menor medida, a los grupos matrilineales en los hábitats 1 y 2 (más abiertos y de cobertura media) en invierno (Fig. 6; sin embargo, un ANOVA de 3 factores no mostró ninguna interacción significativa, debido probablemente al bajo tamaño de muestra).

El tamaño de los grupos con hembras mostró en invierno un incremento paralelo al aumento de la cobertura de pasto y a la disminución de la altura del matorral y de la cobertura de Quercíneas (Tabla 4). El modelo de primavera no se consideró dada la baja

varianza explicada.

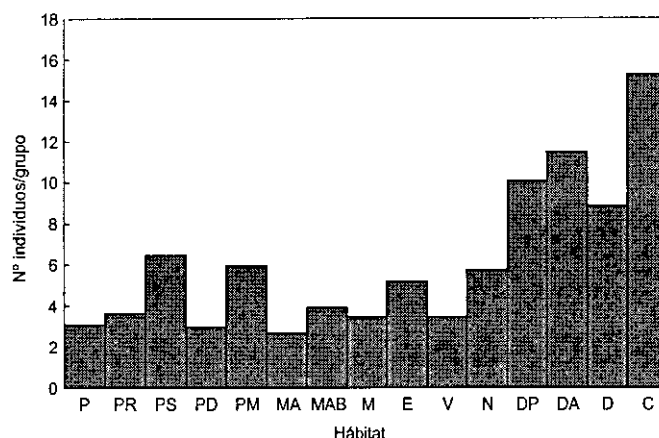


Figura 5. Tamaño medio de grupo del ciervo en 15 tipos de hábitats de Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). P: pinar con sotobosque; PR: pinar con restos de ramas secas en el suelo; PS: pinar sin matorral; PD: pinar denso; PM: pinar con matorral; MA: monte alto mediterráneo; MAB: monte alto de escasa cobertura; M: matorral bajo; E: encinares y quejigares de la raña; V: vegetación de valle; N: dehesas del río de Las Navas (20% de cobertura); DP: dehesas con pastos (<10%); DA: dehesas aradas (<10%); D: dehesas densas (30%); C: cultivos.

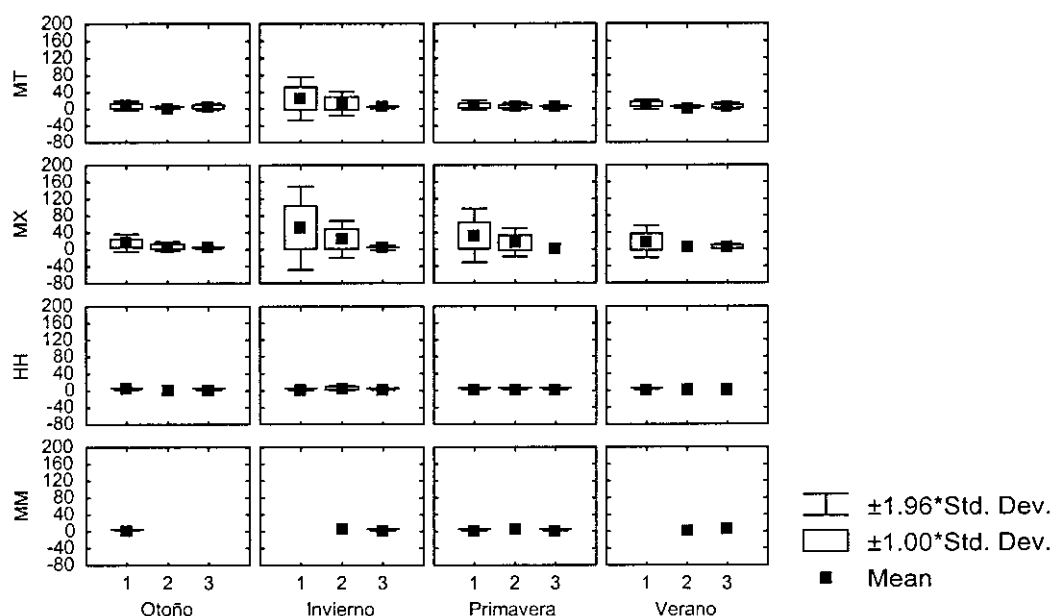


Figura 6. Variación del tamaño de grupo del ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según tipos de grupo, estaciones y conjuntos de hábitat en función de su complejidad estructural. Háb. 1: PS, N, DP y C, solo con estrato arbóreo o arbustivo y herbáceo; Háb. 2: PM, E y D, de complejidad intermedia, con presencia de matorrales bajos; Háb. 3: MA, MAB, M y V, de complejidad máxima, con gran cobertura de matorral alto; la leyenda de los hábitats se puede ver en la figura anterior. Valores medios anuales del tamaño de grupo ($\pm 1\text{DE}$): Háb. 1= $16,83 \pm 10,12$; Háb. 2= $7,79 \pm 4,84$; Háb. 3= $4,38 \pm 1,17$ (excluyendo los individuos solitarios).

Variable	Coefficiente	t *	R ²
HMAT	- 0,38	- 4,57	0,18
CQ	- 0,29	- 3,91	0,29
CPS	0,181	2,17	0,31

* P<0,001

Tabla 4. Modelo de regresión por pasos entre el tamaño de los grupos invernales de ciervo con hembras (MT, MX, HH, H) y 9 variables de la estructura de la vegetación asociadas a sus observaciones. Intercepto= 0,96; $F_{3,131}=19,93$, $p<0,001$. HMAT: altura del estrato de matorral (0-2 m); CQ y CPS: cobertura de quercíneas (salvo *Q. pyrenaica*) y del estrato herbáceo, respectivamente. Véase 9.2.2 para las variables que no han entrado en el modelo.

Amplitud de uso del hábitat. Sólo se analizó estadísticamente la amplitud de uso de los grupos matrilineales y mixtos, los más abundantes y para los que se obtuvieron valores de amplitud en todas las estaciones y sectores. Para estos grupos la amplitud no varió significativamente entre estaciones, pero sí entre grupos y sectores (Fig. 7; ANOVA 3 factores: Estación, $F_{3,58}=1,98$, $p=0,013$; Grupo, $F_{1,58}=16,99$, $p=0,01$; Sector, $F_{3,58}=5,40$, $p=0,002$; la amplitud fue significativamente mayor en la solana que en la umbría y en el Bermú, y en Las Navas que en la Umbría, test de Tukey).

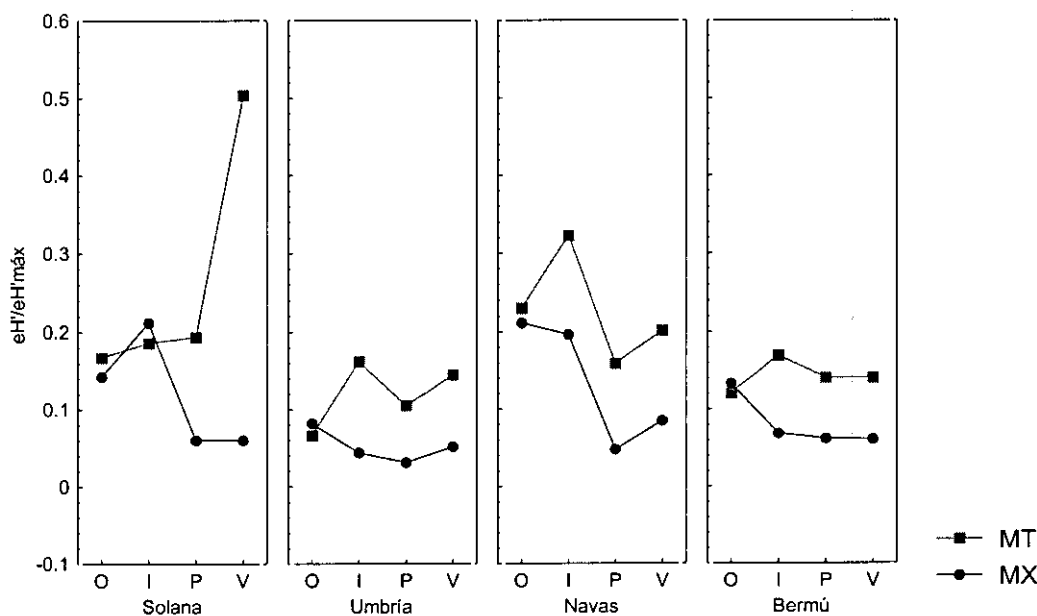


Figura 7. Amplitud de uso del hábitat por los grupos matrilineales y mixtos de ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según estaciones y sectores.

Para los grupos matrilineales se obtuvieron valores superiores que para los mixtos, siendo los valores de ambos mayores que los del resto de grupos, que tuvieron, en general, amplitudes de uso bajas y homogéneas. Destacaron, sin embargo, los elevados valores de los machos solitarios en la solana y en Las Navas en otoño, y de las hembras solitarias en la solana en primavera.

Uso y selección del hábitat. El índice de uso anual varió marcadamente entre hábitats y tipos de grupos (Fig. 8). Los grupos matrilineales dominaron en la mayor parte de los hábitats, tanto del monte como de la raña. El uso que hicieron de pinares con matorral (PM) y cultivos (C) fue significativamente mayor que el uso hecho de los pinares con sotobosque (P), pinares con ramas en el suelo (PR), pinares densos (PD), dehesas aradas (DA) y dehesas más desarrolladas (D). Los grupos mixtos solo fueron más abundantes que los matrilineales en las dehesas más desarrolladas y, en general, fueron abundantes en los hábitats más abiertos. Los machos solitarios utilizaron casi todos los hábitats, pero especialmente los matorrales y fondos de valle del monte y los cultivos. Las hembras solitarias abundaron en los pinares en tratamiento con ramas en el suelo y, tanto éstas como los grupos de hembras, fueron los únicos que usaron los pinares más densos.

Los resultados de los análisis de selección de hábitat se expresan por estaciones en la figura 9; 13 de los 24 tests de bondad de ajuste realizados (6 tipos de grupo por 4 estaciones) fueron significativos. En otoño, los grupos matrilineales, los mixtos y los grupos de hembras hicieron un uso del hábitat significativamente selectivo, prefiriendo todos ellos las dehesas del río de las Navas, especialmente. En invierno, además de los anteriores, también los machos solitarios seleccionaron significativamente el hábitat, pero en este caso, los grupos mostraron preferencias distintas: los machos solitarios seleccionaron el monte, los grupos con hembras, los pinares con matorral y el río de las Navas, y los grupos mixtos, especialmente los cultivos. Matrilineales y hembras solitarias fueron selectivos en primavera y verano, épocas en las que estas últimas seleccionaron el monte y fondos de valle. Además, los machos solitarios fueron selectivos en primavera y los grupos mixtos en verano, que seleccionaron los cultivos junto con los matrilineales.

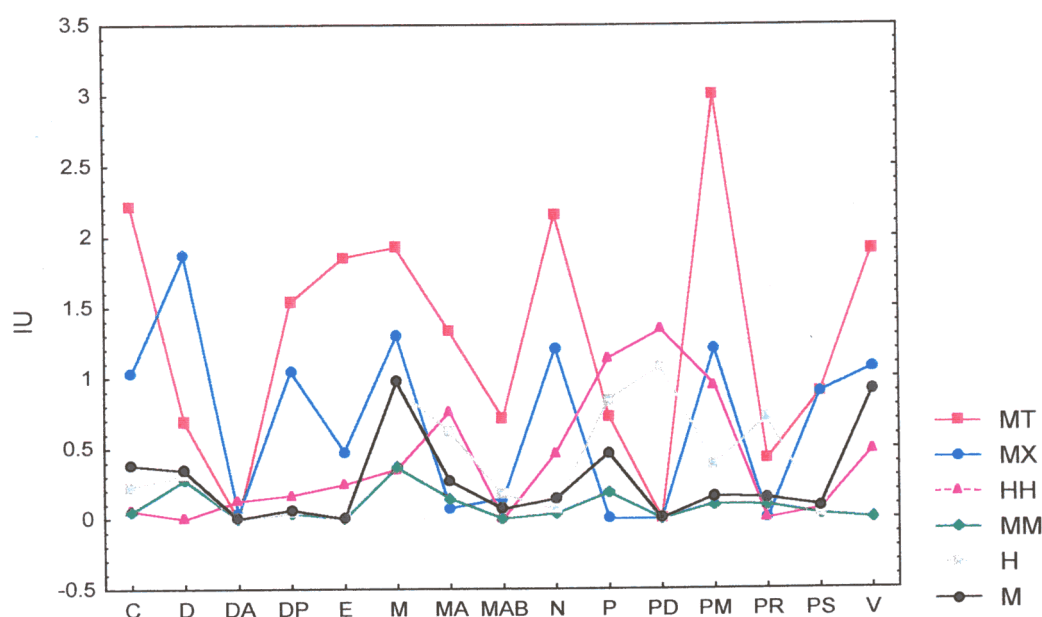
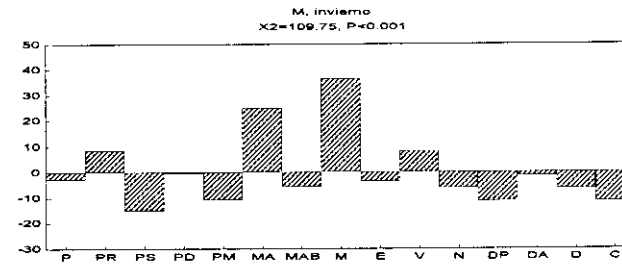
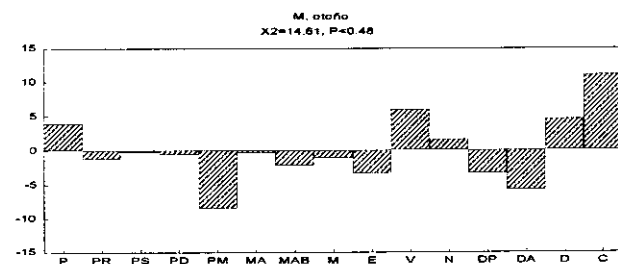
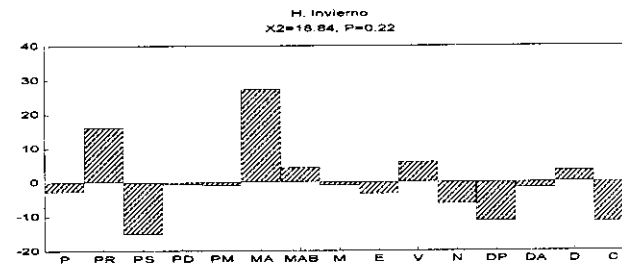
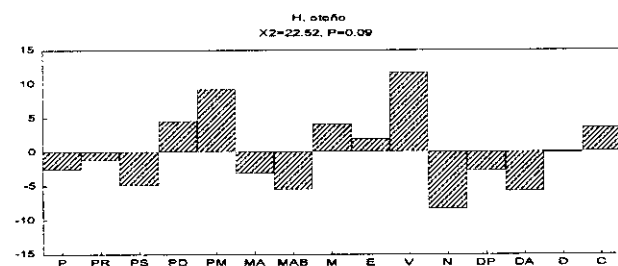
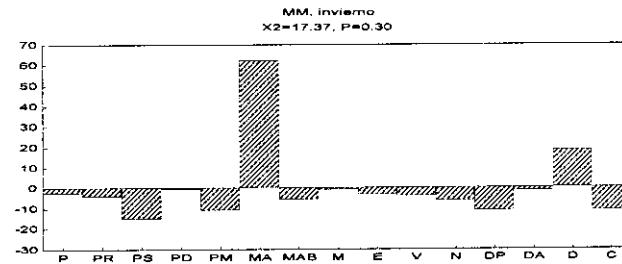
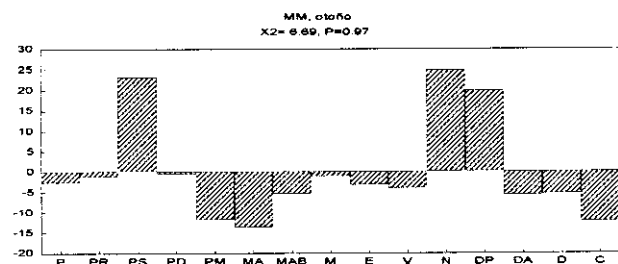
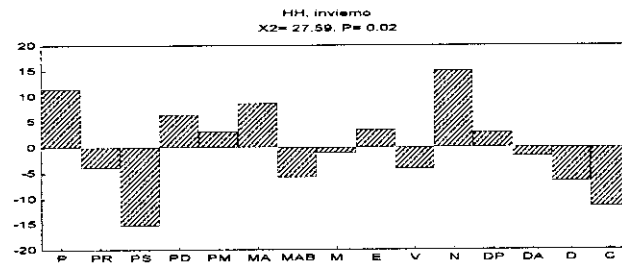
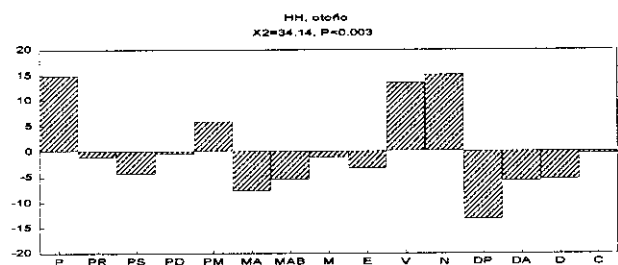
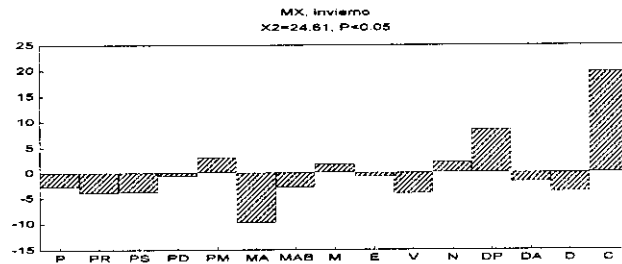
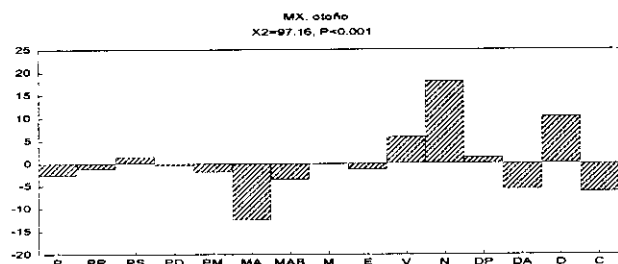
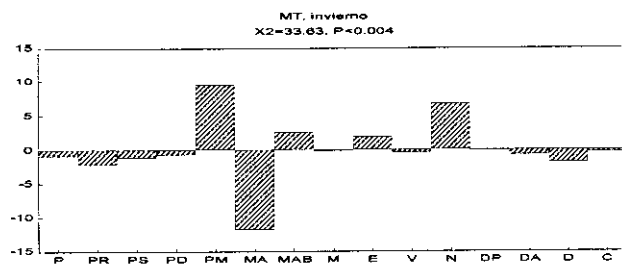
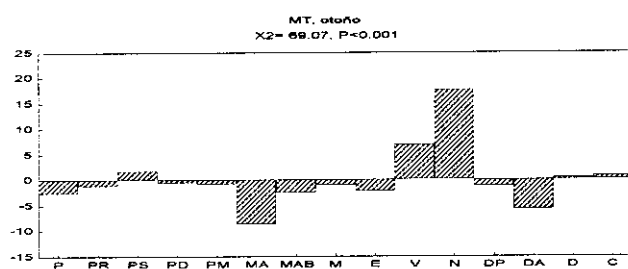
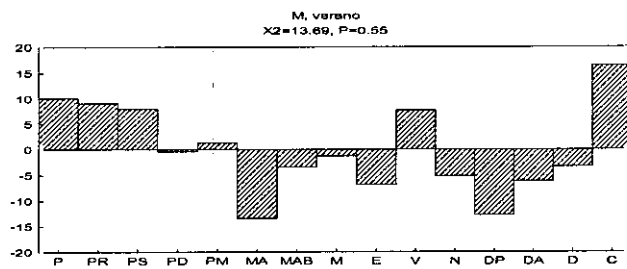
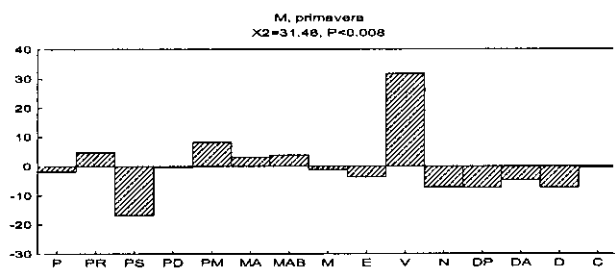
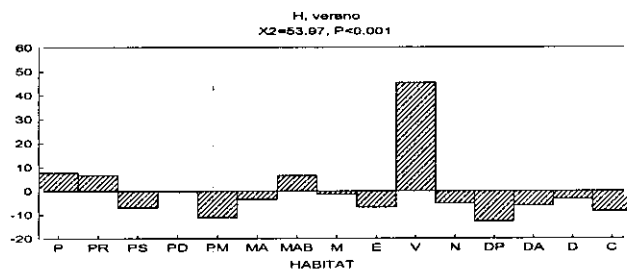
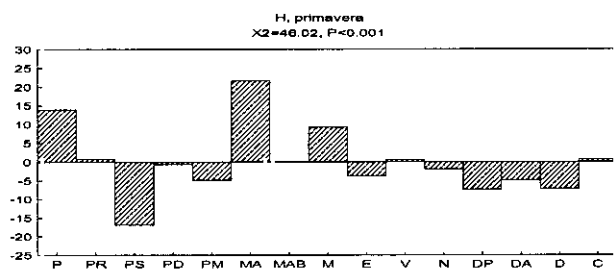
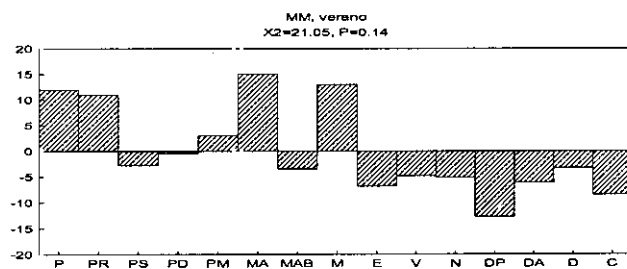
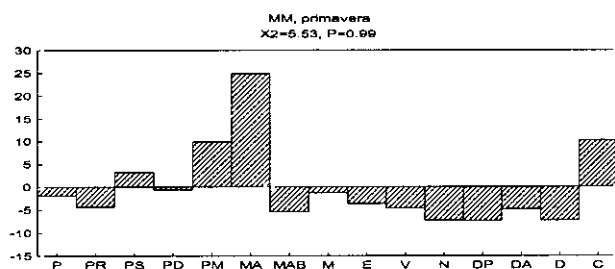
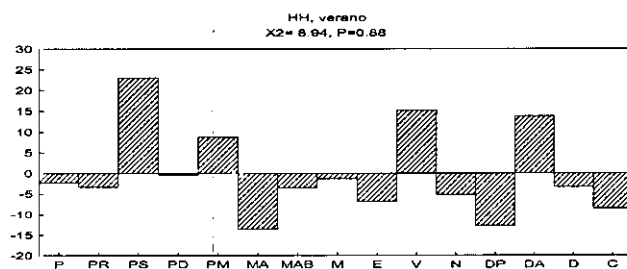
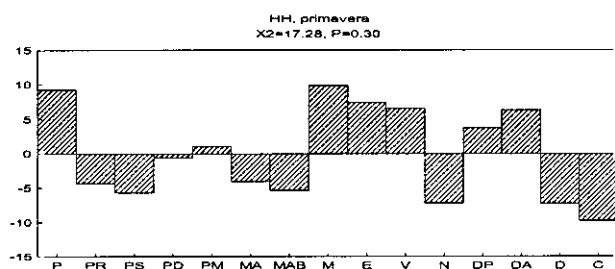
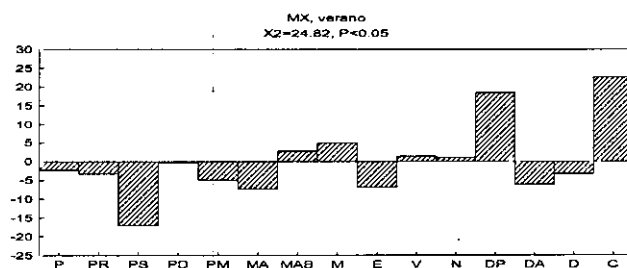
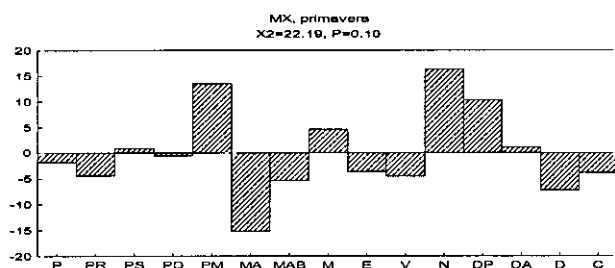
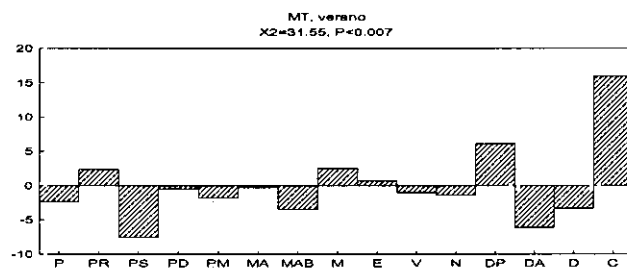
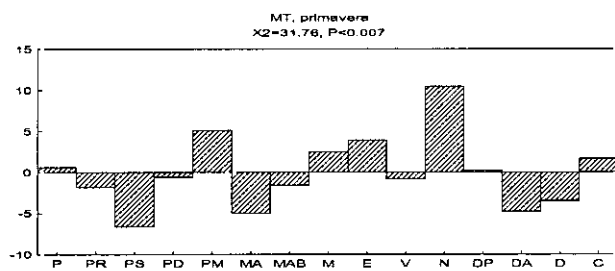


Figura 8. Variación del índice de uso anual del ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según hábitats (véase la figura 5 para las siglas) y tipos de grupo. IU= n° observaciones/km². Aunque todos los términos del ANOVA tipo de grupo x hábitat son significativos, los resultados se han excluido debido al elevado número de ceros en la matriz original.

Entre las dehesas, las preferidas fueron las arbustivas de cobertura media del río de las Navas (N), que fueron seleccionadas por 2 a 4 de los 6 tipos de grupos según estaciones (media de 2,5), salvo en verano; las dehesas claras (DP y DA) fueron preferidas por 1,5 grupos en media y de ellas las dehesas aradas (DA) fueron seleccionadas solo por los grupos de hembras en primavera y verano; las dehesas más desarrolladas, con mayor cobertura (D), fueron preferidas en media por 1 tipo de grupo, siendo solo seleccionadas en primavera y en verano. Los pinares se ordenaron en función de su preferencia desde el pinar con matorral (PM) al pinar denso (PD): PM=2,2, P=1,5, PR=1,3, PS=1,2, PD=0,8. Entre los hábitats dominados por las quercíneas, tanto en el monte como en la raña, los grupos de ciervo prefirieron el fondo de valle (V=2,2), seguido por los matorrales (M=1,7), monte alto desarrollado (MA=1,3), encinares y quejigares de la raña (E=1) y el monte con arbustos dispersos (MAB=0,5).

Figura 9 en páginas siguientes. Patrones estacionales de selección de hábitat de los distintos grupos de ciervo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987); en la Figura 4 se muestran las siglas de los tipos de grupo. La escala vertical representa desviaciones porcentuales con respecto a un patrón neutro de selección (valor 0). Se incluyen también los resultados de los tests realizados para comparar las frecuencias esperadas y observadas.





Tamaño de la cuerna y uso del hábitat en los grupos de machos de ciervo.- La relación entre el número de puntas de la cuerna y el uso del hábitat sólo alcanzó valor predictivo en invierno, si bien la varianza explicada fue más bien escasa ($R^2=0,24$, $r=0,49$, $F_{3,117}=12,44$, $p<0,001$). A mayor cobertura de matorral y cobertura arbustiva mayor fue el número de puntas observado en las cuernas de los machos en esta época del año (Tabla 5). El análisis de componentes principales ordenó la estructura de vegetación de los hábitats ocupados por los machos de ciervo mediante 2 factores que explicaron el 62,4% de la varianza (Fig. 10). La ubicación de las observaciones en dicho espacio mostró un resultado consistente con el análisis de regresión, indicando que los machos con menor número de puntas se asociaban a los hábitats con más pasto, especialmente los de 2 años (2 puntas). Por su parte, los machos con más de 10 puntas se asociaban a los hábitats arbustivos de Quercíneas, por lo que este número de puntas fue elegido como punto de corte para clasificar el número de puntas en tres clases para posteriores análisis: de más de 10 puntas, entre 3 y 10 puntas y de 2 puntas. Pudo comprobarse una diferencia significativa en la cobertura de matorral (CMAT) y en la cobertura de estrato arbustivo (CARBT) entre los hábitats utilizados por las tres clases de machos definidas (Tabla 6, CMAT: $F(2,186)=11.14$, $p<0.001$; CARBT: $F(2,188)=57.49$, $p<0.001$). Los test de Tukey *a posteriori* dieron diferencias significativas entre todos los pares ($p<0.02$) para la cobertura de matorral y solo entre los machos de más de 10 puntas y los de las otras dos clases ($p<0.001$) para la cobertura de arbustos.

Variable	B	SE	B *	t	P	R ²
Interc=4,00		0,37		10,79	0,001	
CARBT	5,12	1,31	0,33	3,92	0,001	0,16
CMAT	2,47	0,76	0,28	3,27	0,001	0,22
CQP	-39,32	21,79	-0,15	-1,81	0,07	0,24

* Valor estandarizado

Tabla 5. Resultados del análisis de regresión múltiple por pasos entre el número de puntas de la cuerna de los ciervos y la estructura de la vegetación de los hábitats ocupados en invierno (diciembre 1986-febrero 1987). CARBT= cobertura de arbustos (2-4m), CMAT= cobertura de matorral (<2m), CQP= cobertura de *Quercus pyrenaica*.

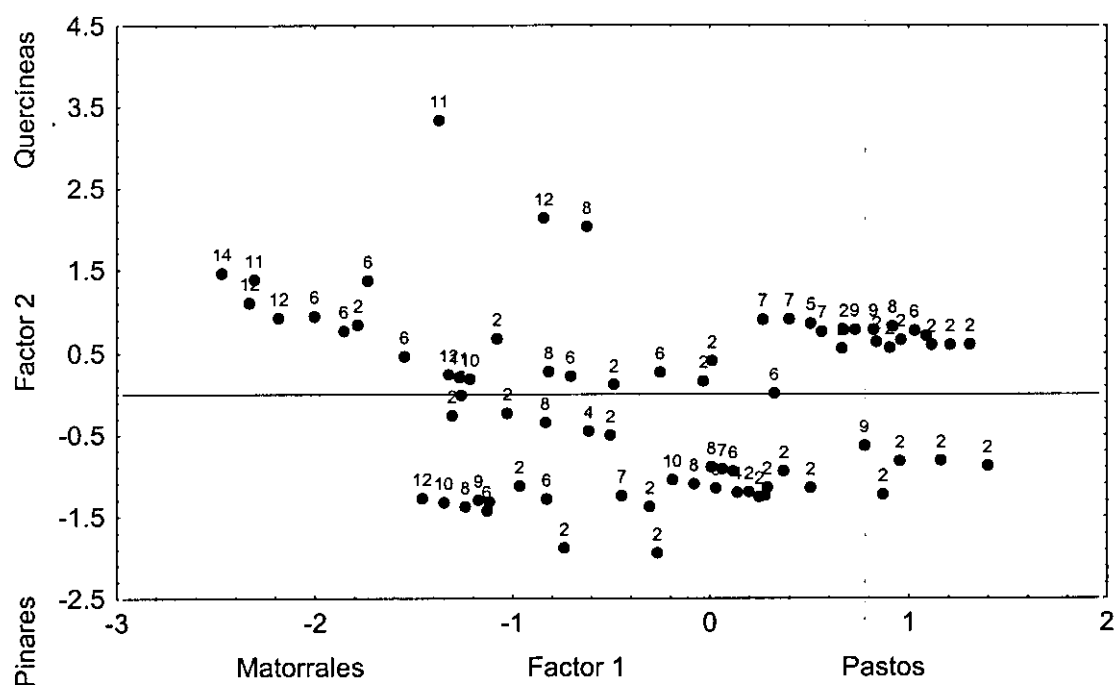


Fig. 10. Ordenación de los machos de ciervo según el número de puntas de la cuerna en el espacio factorial definido por la estructura de la vegetación de los hábitats ocupados en invierno en Quintos de Mora (diciembre de 1986 - febrero de 1987). Factores de carga del factor 1: cobertura de pasto=0,86, altura de pasto=0,85, cobertura de matorral=-0,85, altura de matorral=-0,74, autovalor=3,52; factores de carga del factor 2: cobertura de quercíneas=0,78, cobertura de *Pinus* spp.=-0,89, cobertura de árboles=-0,78, autovalor=2,72.

	> 10 P		3 - 10 P		2 P	
	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$
CMAT	12	40,00 \pm 31,91	89	18,00 \pm 24,87	88	9,06 \pm 18,83
CARBT	12	28,75 \pm 27,81	90	2,47 \pm 6,68	89	1,09 \pm 3,42
CPS	11	0	72	20,56 \pm 20,86	71	26,11 \pm 22,26
CQ	12	25,00 \pm 29,08	90	5,36 \pm 8,51	89	4,90 \pm 7,48
CP	12	3,00 \pm 11,55	90	15,00 \pm 18,68	89	15,66 \pm 22,28

Tabla 6. Coberturas (%) de matorral (CMAT), del estrato arbustivo (CARBT), de pasto (CPS), de Quercíneas (CQ) y de pinares (CP) de los hábitats ocupados por los machos de ciervo con cuernas de más de 10 puntas, entre 3 y 10 puntas y de 2 puntas en Quintos de Mora en invierno (diciembre de 1986 - febrero de 1987).

Se encontraron diferencias significativas en el número de puntas de las cuernas de los machos distribuidos en invierno entre los 4 sectores del área de estudio ($F_{3,187}=11,04$, $p<0,001$). El número de puntas fue siempre significativamente mayor en los dos sectores del monte que en los dos sectores de la raña ($\bar{x}\pm DE$: solana= $6,9\pm 3,5$, $n=20$; umbría= $6,8\pm 3,5$, $n=45$; Navas= $4,1\pm 2,8$, $n=68$; Bermú= $4,4\pm 2,7$, $n=58$). Así mismo, se encontraron diferencias significativas en el número de puntas entre tipos de hábitat ($F_{12,178}=4,17$, $p<0,001$). De acuerdo con el modelo predictivo, los hábitats con más matorral y arbustos, matorrales bajos del monte (M), monte alto (MA) y pinares con ramas y abundante estrato arbustivo (PR) fueron los utilizados preferentemente por los machos con mayor número de puntas en la cuerna (test de Tukey, hábitats con machos con mayor número de puntas vs V, C, PM, DP, PS, D, N $p<0,05$).

La distribución del número medio de puntas por tipo de grupo varió entre estaciones (Tabla 7). En invierno y primavera, el número medio de puntas fue significativamente mayor en los machos que constituían los grupos de machos (MM) que en los machos que formaban parte de los grupos mixtos (MX) y matrilineales (MT). El número de puntas de los machos solitarios fue menor que en los de machos y no difería significativamente salvo con el de matrilineales (Invierno: $F_{3,187}=43,73$, $p<0,001$, test de Tukey MM vs MX y MT $p<0,001$, M vs MT $p<0,001$, primavera: $F_{3,33}=3,55$, $p<0,02$, test de Tukey MM vs MT $p<0,02$). Sin embargo, en otoño, época del celo, se encontró una tendencia a la composición de grupos mixtos y, en mayor medida, individuos solitarios con mayor número de puntas en la cuerna frente al resto, no probándose diferencias significativas excepto de MT con el resto de grupos ($F_{3,194}=17,56$, $p<0,001$, MT vs otros $p<0,005$).

	MX	MM	M
Invierno	$6,0\pm 2,9$ (114)	$8,7\pm 3,3$ (15)	$2,1\pm 3,8$ (8)
Primavera	$3,9\pm 1,8$ (16)	$5,7\pm 2,0$ (6)	$4,3\pm 3,7$ (7)
Otoño	$7,2\pm 2,8$ (144)	$5,8\pm 3,1$ (9)	$7,4\pm 2,7$ (30)

Tabla 7. Distribución estacional del número de puntas ($\bar{x}\pm DE$) de los machos de ciervo en grupos mixtos (MX), grupos de machos (MM) y machos solitarios (M) en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987); tamaño de muestra entre paréntesis. Todos los machos de los grupos matrilineales tuvieron 2 puntas ($N=77$).

9.3.2.2. Gamo

Tamaño de grupo. El tamaño anual de grupo fue claramente mayor en los pinares densos (PD) y en las dehesas más desarrolladas (D), pero no se detectaron diferencias significativas entre hábitats (test de Kruskal-Wallis, $H_{6,69}=4,66$, $p=0,6$; $10\pm4,24$ y $8,62\pm4,72$ para PD y D, respectivamente, frente a valores medios situados entre $7,46\pm4,77$ para PS y $6,17\pm4,02$ para PM). Tampoco se detectaron diferencias agrupando los hábitats tal y como se hizo para el ciervo. Por estaciones, el tamaño medio de grupo fue superior en invierno en los hábitats abiertos (Hab. 1) y en primavera en el otro tipo (Hab. 2; valores medios superiores a 12 en ambos casos frente a valores situados entre 8,1 y 5,6 en el resto), pero las diferencias no fueron significativas (ANOVA de Estación x Hábitat, para dos tipos de hábitat de complejidad estructural contrastada, Hab. 1 y Hab. 2). Aunque los tamaños medios de grupo fueron superiores en los hábitats abiertos para todos los grupos excepto para los grupos de machos, no se encontraron diferencias significativas, reflejando probablemente los bajos tamaños de muestra de estos análisis.

Amplitud de uso del hábitat. La escasez de observaciones en el Bermú no permitió analizar los datos de este sector. La amplitud de uso de los grupos mixtos, matrilineales y de machos (los únicos presentes en las cuatro estaciones) no difirió en Las Navas ni entre estaciones ni entre tipo de grupo, si bien la interacción fue significativa (ANOVA: ExG, $F_{6,19}=2,95$, $p=0,03$); así, los dos máximos valores de amplitud correspondieron a los grupos mixtos en otoño y a los de machos en verano (Fig. 11).

Uso y selección del hábitat. La dehesa (D) fue el hábitat más utilizado por todos los grupos (Fig. 12), especialmente por los matrilineales, que utilizaron en menor medida el río de las Navas (N). En el conjunto anual destacó además el elevado uso que hicieron los grupos de machos de los pinares densos (PD). Los resultados de los análisis de selección de hábitat se expresan por estaciones en la figura 13; solamente 2 de los 19 tests de bondad de ajuste realizados (máximo 6 tipos de grupo por 4 estaciones) fueron significativos. Los grupos de machos, tanto en primavera como en verano efectuaron un uso del hábitat significativamente selectivo, mientras que en la primera prefirieron pinares densos (PD),

dehesas (D) y cultivos (C), en el verano seleccionaron los pinares sin matorral (PS) junto a las dehesas (D). Entre las dehesas, los distintos grupos de gamo prefirieron en general las más desarrolladas frente a las del río de las Navas y las dehesas claras (D=2,4, N=1,4 y DP=1 tipos de grupo en media, respectivamente; las dehesas aradas no fueron seleccionadas en ningún caso). Entre los pinares prefirieron los pinares sin matorral (PS=1,6) a los pinares con matorral (PM=1) y los pinares densos (PD=0,2). Ningún tipo de grupo seleccionó en ninguna época del año los hábitats naturales de quercíneas y matorrales de la raña (E y V).

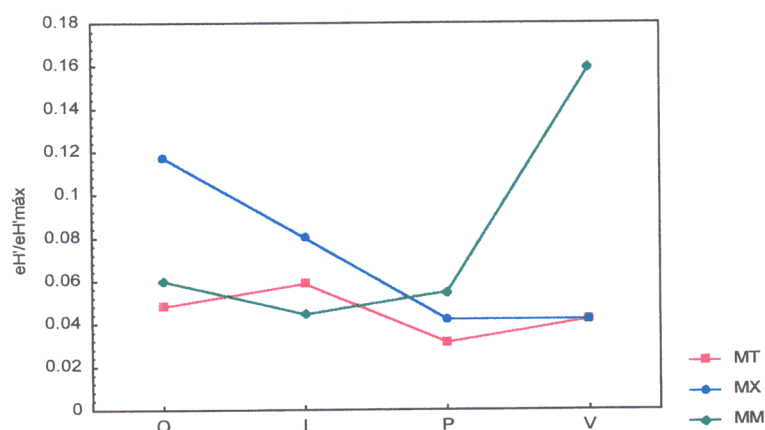


Figura 11. Amplitud de uso del hábitat de los grupos de gamo matrilineales, mixtos y de machos en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según estaciones en el sector de Las Navas.

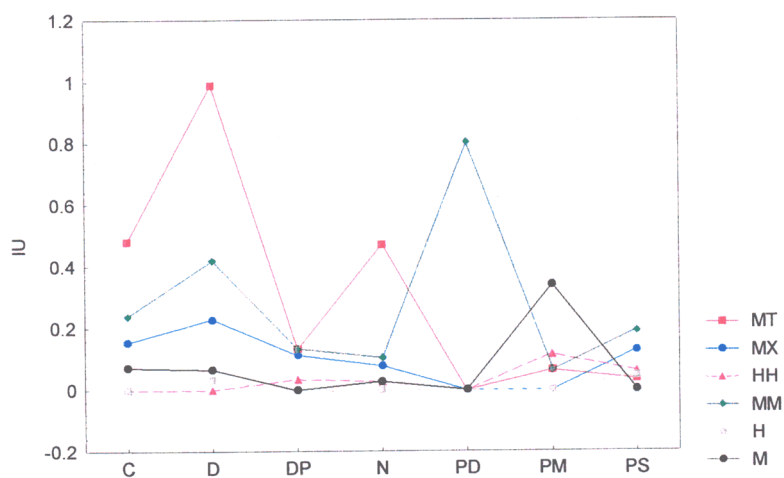


Figura 12. Variación del índice de uso anual del gamo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987) según hábitats (véase la figura 5 para las siglas) y tipos de grupo. IU= nº observaciones/km². Los resultados del ANOVA tipo de grupo x hábitat se han excluido debido al elevado número de ceros en la matriz original.

9.4. Discusión

9.4.1. Diferencias interespecíficas en el gregarismo

De las tres especies estudiadas, el corzo no manifestó hábitos gregarios en Quintos de Mora. Resultados parecidos fueron encontrados por Costa (1992) en las montañas cantábricas y por Delibes-Senna (1996) y Braza *et al.* (1994) en las sierras de Cádiz y Málaga. En estas localidades españolas el tamaño medio de grupo fue similar al de este estudio, a pesar de la diferencia en la densidad (véase Capítulo 1). No obstante, en todas las localidades, el corzo seleccionó estrechamente el medio forestal y rechazó el uso de valles abiertos, quizá porque la estructura y composición de los maquis y bosques ofrecen una cobertura y disponibilidad adecuada de recursos tróficos (Batcheler 1960). En latitudes templadas, sin embargo, el corzo llega a constituir agregaciones estacionales numerosas en campos de cultivo (Zejda 1978, Bresinski 1982, Maublanc *et al.* 1985), mientras que en hábitats forestales el tamaño de grupo es similar al observado en España. Hirth (1977) encontró en el ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) que el tamaño de grupo era reducido y poco variable a lo largo del año en pequeñas explanadas con cobertura densa en las proximidades, en contraposición con las áreas abiertas extensas, donde se formaban grupos grandes. Gavin *et al.* (1984) observaron en la misma especie agregaciones temporales de alimentación, coincidiendo con Hirth (1977) en que éstas no constituían verdaderos grupos sociales. De acuerdo con estos y otros autores (Hannu y Ranta 1998) la formación de grupos para la alimentación, común en ungulados, es una estrategia que permite aprovechar más eficientemente un patrón de distribución heterogéneo del estrato herbáceo. Simultáneamente, el grupo reduce la probabilidad de predación en un factor proporcional al número de individuos del mismo. Ambas explicaciones coinciden en reconocer la ventaja evolutiva del forrajeo de grupo, mediante un uso eficaz de la información, lo que Clark y Mangel (1986) denominaron estrategia de conducta robusta.

Por el contrario, a medida que la estructura del hábitat es más compleja, el aumento de individuos en un grupo no solo facilita su detección, sino que dificulta la escapada ante un depredador, siendo, por otra parte, innecesario para la localización de los recursos tróficos

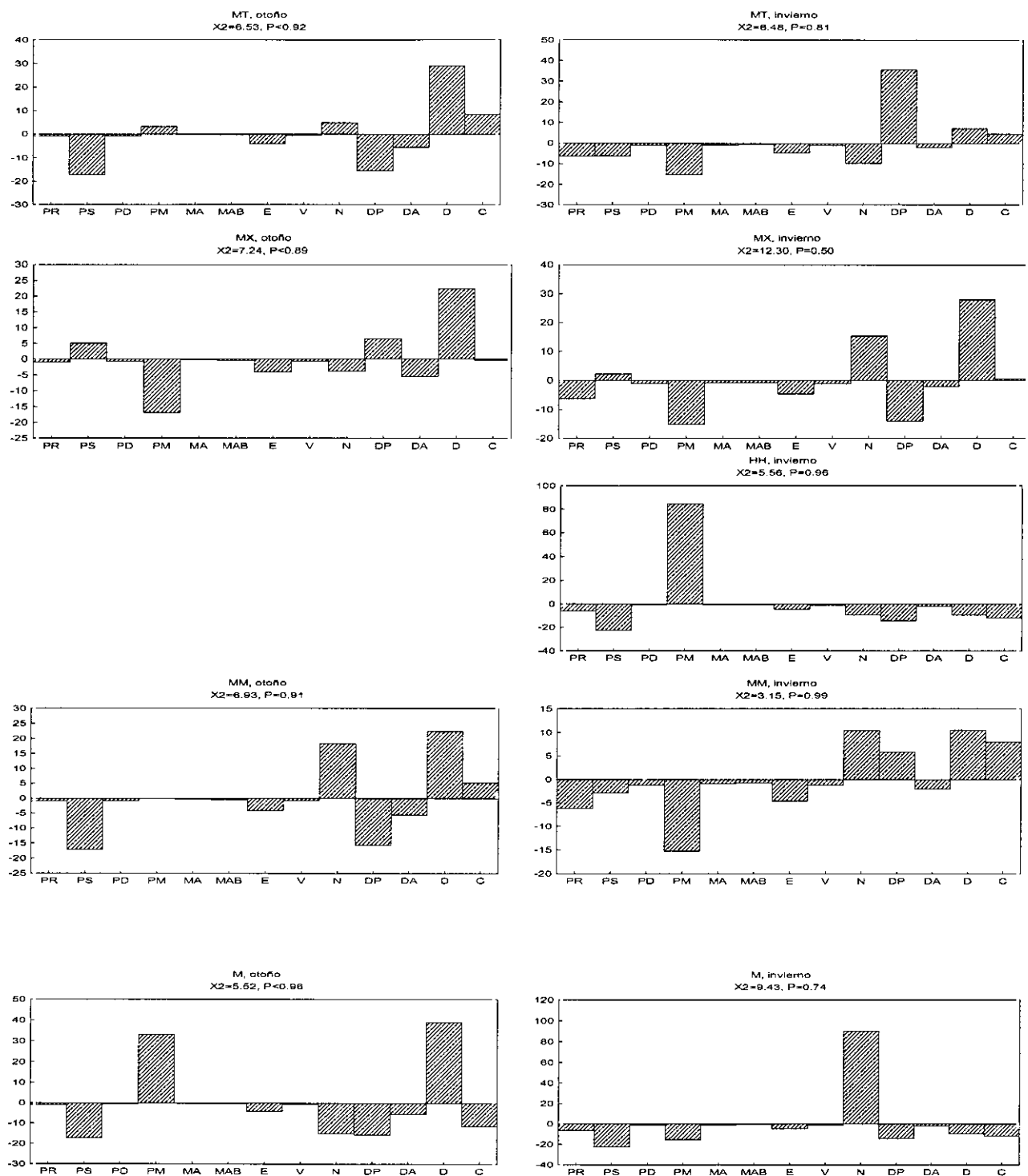
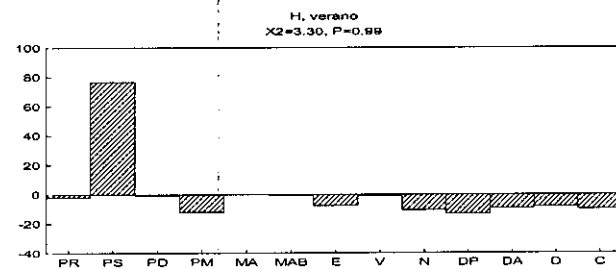
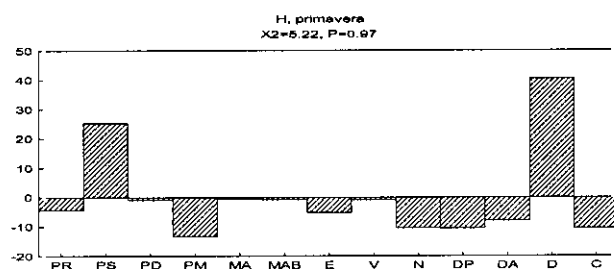
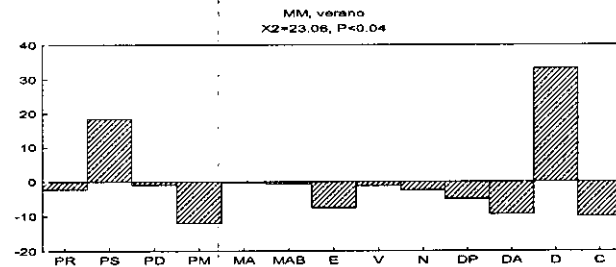
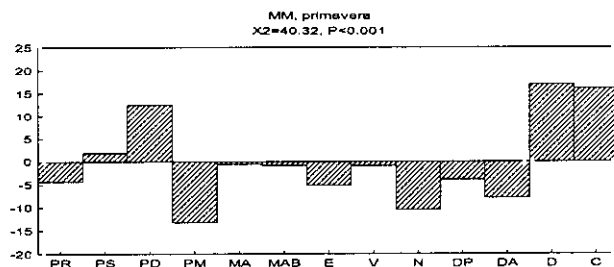
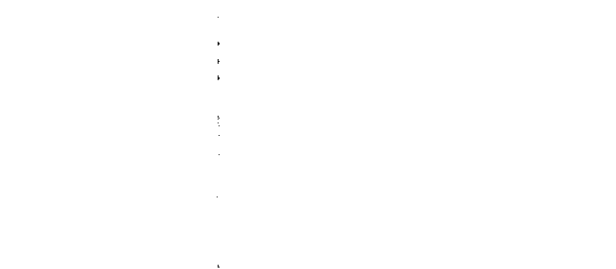
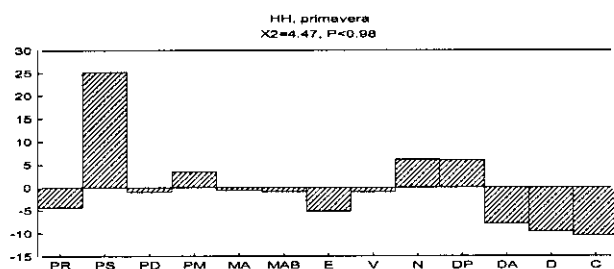
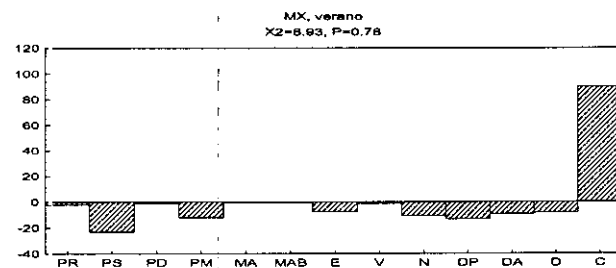
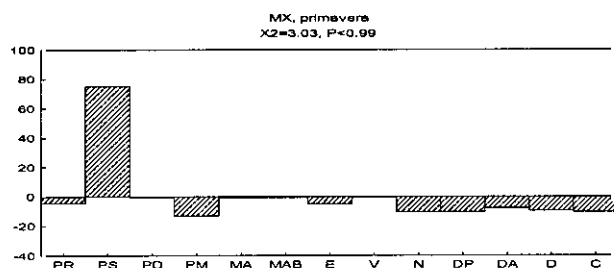
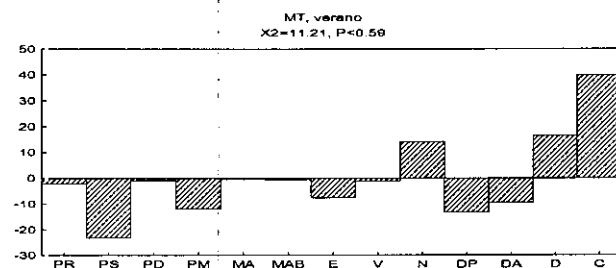
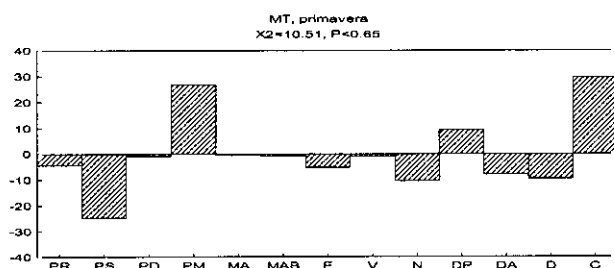


Figura 14 en páginas siguientes. Patrones estacionales de selección de hábitat de los distintos grupos de gamo en Quintos de Mora (otoño 1986-verano 1987). La escala vertical representa desviaciones porcentuales con respecto a un patrón neutro de selección (valor 0). Se incluyen también los resultados de los tests realizados para comparar las frecuencias esperadas y observadas; en todos los análisis de χ^2 gl=13. De HH en otoño y verano, H en otoño e invierno y M en verano, no se disponía de datos suficientes para efectuar los análisis. Continuación en página siguiente.



forestales (Hirth 1977). Estas observaciones concuerdan con los resultados obtenidos en el estudio de los registros fósiles cuaternarios de la familia *Cervidae*. Según estos, existe una buena relación entre el tamaño corporal, el tamaño y desarrollo de la cuerna, el uso del hábitat y la estrategia reproductora, de forma que la tendencia evolutiva de las especies de mediano a gran tamaño ha implicado una complejidad en el desarrollo de sus cuernas, asociado al uso de hábitats abiertos y a la poliginia, frente a la tendencia a la monogamia y hábitos forestales de las especies más pequeñas (Jarman 1974, Lister 1987, Hirotani 1990). Este parece ser el caso del corzo, que muestra un comportamiento gregario limitado a los grupos familiares, agregaciones de alimentación temporales en latitudes septentrionales y parejas reproductoras (Zejda 1978, Bresinski 1982, Costa 1992, Braza *et al.* 1994).

A diferencia del corzo, el ciervo y el gamo presentaron en Quintos de Mora un comportamiento gregario más acusado, consistente con el observado para ambas especies en otras áreas geográficas (Alvarez *et al.* 1975, Chapman y Chapman 1975, Clutton-Brock *et al.* 1982, Soriguer *et al.* 1994). Aunque la densidad de ciervo fue muy superior a la de gamo (Capítulo 8), no influyó de forma determinante en el tamaño de grupo, ya que en la raña el tamaño de grupo medio anual fue similar en ambas especies y en todo el área de estudio algo menor en el ciervo. En este mismo sentido, Braza *et al.* (1990) encontraron que la densidad de gamos en Doñana influía en el número de grupos pero no en el tamaño de los mismos. La densidad pudo influir, no obstante, de acuerdo con Hirth (1977), en la variación del tamaño de grupo, de manera que se encontraron grupos de más de 100 ciervos, mientras que el tamaño de la población de gamos no permitió la formación de grupos tan numerosos.

El tamaño de grupo en el ciervo se redujo paralelamente al aumento de la cobertura y altura del matorral. En consecuencia, el tamaño de grupo fue menor en el monte que en la raña durante todo el año, observándose las mayores agregaciones en los campos de cultivo, al igual que ocurre con el corzo en el centro y norte de Europa. Aunque el gamo no se internó en el monte, también se apreciaron diferencias entre tipos de hábitats de la raña, donde los grupos más grandes se formaron en los hábitats más abiertos de dehesas y pastos. Estos resultados confirman, de acuerdo con Carranza (1993), que el tamaño de grupo no está

determinado por el número de individuos en la población, sino por estrategias adaptativas. La adaptación del tamaño de las agregaciones a los cambios de cobertura en estas y otras especies de ungulados ha sido corroborada en numerosos estudios (Hirth 1977, Clutton-Brock *et al.* 1982, Schaal 1982, Apollonio *et al.* 1998).

En distintas áreas geográficas con vegetación leñosa y amplias extensiones herbáceas, el tamaño medio de grupo del ciervo y del gamo fue similar al encontrado en este estudio (Alvarez *et al.* 1975, Clutton-Brock *et al.* 1982, Jeppesen 1987, Braza *et al.* 1990), sugiriendo un mismo patrón en la estructura social. En Quintos de Mora ésta vino marcada por los harenes en la época de celo, como manifestación de la poliginia en ambas especies, así como por los grupos matrilineales que dominaron a lo largo del año. Harenes, grupos matrilineales, grupos de machos y grupos de hembras sin crías, tanto de ciervo como de gamo, no sobrepasaron de media los 10 individuos en ninguna época del año, es decir constituyeron grupos pequeños. Solamente formaron grupos grandes los grupos mixtos de ciervo fuera de la época de celo, especialmente en invierno y primavera, coincidiendo con la mayor producción y uso del estrato herbáceo. Estos resultados sugieren que, en Quintos de Mora, el gregarismo en el gamo tiene una función estrictamente social, dado que por su densidad y el uso del hábitat como consecuencia de la competencia interespecífica con el ciervo (Capítulo 8) no forma agregaciones de alimentación, a diferencia de las observadas en Doñana (Alvarez *et al.* 1975). El ciervo, en desventaja en el uso de pastizales con respecto al gamo (Rogers y Myers 1980, Alvarez y Ramos 1991a), por su peculiar anatomía y fisiología del rumen (Prins y Geelen 1971), y con un tamaño de población muy elevado (Capítulos 8 y 10), desarrolla una estrategia alimentaria con la formación temporal de grandes grupos que complementan la estructura social. Por último, el corzo, mucho más selectivo y forestal, presenta un patrón gregario mínimo de grupos familiares de 2 ó 3 individuos. Así pues, es previsible que cuanto menos diversificado sea el paisaje vegetal y cuanta menos cobertura subarborescente y arbustiva haya, mayor será la competencia interespecífica cuando coincidan estas tres especies de cérvidos.

9.4.2. Variaciones en el uso y selección de hábitat en función de la tipología de grupo

Aunque la estructura social del ciervo y del gamo en Quintos de Mora fue básicamente similar, ambas especies difirieron en la abundancia relativa de los distintos tipos de grupo. Mientras que en el ciervo dominaron los grupos matrilineales seguidos de los grupos mixtos, en el gamo alternaron estos últimos y los grupos de machos, cuya abundancia contrastó con la escasa presencia de grupos de hembras sin crías. A diferencia de estos resultados, Alvarez *et al.* (1975), Ojeda *et al.* (1983) y San José (1988) observaron en Doñana una frecuencia mayor de grupos de hembras de gamo (matrilineales) que de machos.

Se apreciaron diferencias en la amplitud y uso del hábitat entre distintos tipos de grupos, tanto en el ciervo como en el gamo, al igual que en otras poblaciones (Braza *et al.* 1990, Soriguer *et al.* 1994, Apollonio *et al.* 1998). El uso menos selectivo del espacio fue realizado por los grupos matrilineales a lo largo de todo el año y en todos los sectores del área de estudio, especialmente en la solana y en Las Navas. En este sector se produjo el uso del hábitat más amplio por parte, no solo de los matrilineales de ciervo (salvo en primavera), sino también por los mixtos de ambas especies y por los machos de gamo. Todos ellos seleccionaron preferentemente este sector en detrimento del Bermú. Las Navas fue el sector de mayor producción y calidad herbácea del área de estudio y con mayor disponibilidad de quercíneas de la raña (Aranda 1995), lo que unido a una interspersión más adecuada de los hábitats motivó su preferencia por las dos especies (Capítulo 8). A nivel intrapoblacional, dicha preferencia debió estar condicionada, en el caso del ciervo, por la estrategia alimentaria de las crías (Alvarez y Ramos 1991b). Con respecto al gamo, la preferencia de los machos por Las Navas pudo responder a su mayor abundancia, a la estrategia de inversión parental, favoreciendo la condición corporal de éstos (San José 1988), o a un mejor aprovechamiento de cualquier tipo de pasto y cultivo por parte de hembras y crías, asociado a un mayor tamaño de grupo.

9.4.3. Segregación y cambios estacionales en la selección de hábitat por los tipos de grupo

Tanto la estructura social como la selección del hábitat variaron a lo largo del año en función de la estacionalidad. En Quintos de Mora, durante el presente estudio, se observó una abundancia elevada de grupos mixtos de ciervo todo el año y de gamo en otoño y en invierno. En consecuencia, la dinámica estacional de grupos se desvió, especialmente en el ciervo, del patrón típico descrito, consistente en una segregación de los individuos maduros en grupos unisexuales la mayor parte del año y la reunión de los adultos de distinto sexo en el celo (Alvarez *et al.* 1975, Chapman y Chapman 1975, Clutton-Brock *et al.* 1982, McCullough *et al.* 1989, Apollonio *et al.* 1998). La interpretación del significado adaptativo de la segregación sexual ha dado origen a más de una decena de hipótesis, que buscan una explicación basándose en la predación, el gasto energético y la condición corporal, el dimorfismo y la tasa metabólica, etc. (Miquelle *et al.* 1992).

Tras el otoño, el grueso de los machos y hembras de gamo que no formaban agregaciones mixtas coincidieron escasamente en el espacio, gracias a la selección de combinaciones excluyentes de hábitat y sector. Resultados similares encontraron McCullough *et al.* (1989) para *Odocoileus virginianus* y otras especies de ungulados nativos de Montana. En nuestro caso, mientras que los machos de gamo seleccionaron preferentemente las dehesas más desarrolladas del sector de las Navas, en todas las estaciones, las hembras utilizaron ambos sectores y en ellos, especialmente, las dehesas más abiertas en invierno y los cultivos en primavera y verano, entre otros hábitats. En este sentido, Carranza (1993) observó que además de la segregación en el espacio, los grupos sociales de ciervo en Sierra Morena diferían en el uso del hábitat. Para el ciervo en Quintos de Mora no se observó, en cambio, una segregación completa, ya que, si bien hubo una segregación entre machos (grupos de machos y machos solitarios) y grupos matrilineales, los grupos de hembras sin crías y las hembras solitarias utilizaron en gran medida el monte, como los machos. Nugent (1990) mostró que el ciervo se hacía menos selectivo a medida que la densidad aumentaba. Y este parece ser nuestro caso, con un espectro diverso de uso del hábitat por parte de la población

en su conjunto, asociado posiblemente a un incremento de la competencia entre grupos (Clutton-Brock *et al.* 1987).

En otoño los grupos de ciervo y de gamo fueron pequeños, de menos de 10 individuos, observándose la mayor abundancia de grupos pequeños de todo el año. Aunque los grupos matrilineales de ciervo fueron siempre los más abundantes, en esta época se registró una mayor abundancia de grupos mixtos; de la misma manera, también los grupos mixtos de gamo fueron más abundantes que los grupos de machos y sobre todo que los grupos matrilineales. Todos estos grupos de ambas especies, junto con los machos solitarios, se concentraron en el sector de las Navas, donde las características fisiográficas favorecieron la formación de agregaciones de grupos pequeños, los supergrupos (Alvarez *et al.* 1975, Jodra 1981), sobre todo a lo largo del río de las Navas. Las mayores densidades de hembras y crías de ciervo y de gamo se encontraron en este período concentradas en este área (Capítulo 8), posiblemente como consecuencia de la mejor oferta de pastizales consistente con su estrategia alimentaria (Alvarez y Ramos 1991a, b), así como del aporte de material de quercíneas, especialmente bellota, disponible para satisfacer los elevados requerimientos energéticos de los machos que mantenían los harenes, machos dominantes con mayor número de puntas en sus cuernas (Clutton-Brock *et al.* 1979, Clutton-Brock *et al.* 1982, Soriguer *et al.* 1994). Estos resultados concuerdan con los de Carranza *et al.* (1990), quienes concluyeron que en Doñana el sistema de apareamiento del ciervo era territorial, porque adaptaban sus territorios a la distribución de la densidad de las hembras y, en consecuencia, a la selección de recursos efectuada por éstas, influyendo en el éxito de los machos para mantener los harenes. Resultados similares obtuvieron Apollonio *et al.* (1990) para el gamo. Sin embargo, en Quintos de Mora, fueron las hembras de gamo con sus crías las que se desplazaron a los territorios de los machos localizados en las dehesas más desarrolladas del sector de las Navas. Los movimientos, en uno y otro caso, no se correspondieron con migraciones de individuos a los lugares tradicionales de celo, como ha sido observado por otros autores (Braza *et al.* 1986, Lincoln y Guinness 1973), como consecuencia de las pequeñas distancias entre hábitats.

La abundancia de grupos mixtos fue mayor en invierno que en primavera y verano en ambas especies. Aunque los grupos matrilineales y mixtos incrementaron su tamaño en la época invernal, fueron los grupos mixtos de ciervo los que constituyeron las grandes manadas que se encontraron también en el sector de las Navas, coincidiendo con el modelo predictivo, que indicaba un aumento del tamaño de grupo al aumentar la cobertura de pasto y disminuir la cobertura de matorral y quercíneas, mayores en el monte. También en el gamo se constató en invierno un mayor incremento del tamaño de grupo en los hábitats más abiertos con respecto a los de mayor cobertura.

Las mayores agregaciones mixtas de individuos se formaron en invierno sobre los cultivos, quizá debido a una necesidad generalizada de aumentar la ingesta, a una explotación más eficiente de este recurso o a una reducción de la competencia entre miembros del grupo en este período de déficit alimentario (Alvarez y Ramos 1991a, Oli y Rogers 1996, Apollonio *et al.* 1998, capítulo 8). Alvarez *et al.* (1991) encontraron que el consumo de herbáceas por los machos de ciervo en invierno era mayor a medida que disminuía el tamaño del animal, quizá debido a una relación de competencia entre machos justificada por Appleby (1988) en función del rango social, la edad y el parentesco dentro del grupo. De acuerdo con estos resultados, la formación invernal de las agregaciones de distinto sexo pudo deberse a la confluencia de individuos subordinados de una subpoblación flotante excedente que aprovechaba los hábitats marginales del área de estudio, cuya elevadísima densidad de población producía un déficit alimentario. Este resultado es consistente con el menor número de puntas observado en los machos integrados en los grupos mixtos en relación con los observados en grupos de machos y en machos solitarios. Por otra parte, las hembras con una pobre condición física experimentan sucesivas ovulaciones, incluso, hasta la primavera, mientras no sean fecundadas (Lincoln *et al.* 1970), por lo que estas agregaciones podían facilitar además un incremento de las cópulas.

Esta situación de déficit debió provocar la máxima competencia intrapoblacional del año, puesto que el invierno fue la única época en la que se encontraron diferencias significativas en el uso del hábitat entre grupos de ciervo. Los grupos de hembras con crías y sin crías seleccionaron el río de las Navas, a excepción de las hembras solitarias y algunos grupos de

hembras sin crías que, al igual que machos solitarios y grupos de machos, entre los que se encontraban los machos con cuernas más desarrolladas, seleccionaron en mayor medida los hábitats de monte. La preferencia de las hembras por el río de las Navas concuerda con una necesidad de alimento de alta calidad en hembras todavía en estado de lactancia o preñadas y una elevada demanda de pasto por parte de las crías que las acompañan (Jeppesen 1987, Kojola 1989, Alvarez y Ramos 1991a).

En primavera se produjeron dos situaciones destacables. Por un lado, el tamaño de los grupos de machos de gamo aumentó ligeramente y seleccionaron los pinares densos, de forma prácticamente exclusiva, seguramente en busca de refugio en la época de desmogue. Situación que contrasta con los resultados de San José (1988), según los cuales con la caída de la cuerna la organización jerárquica de los machos se rompía, originando su dispersión y una disminución del tamaño del grupo. También Aranda (1995) observó en los machos de ciervo diferencias en el uso del hábitat que podían estar asociadas al desmogue.

Por otro lado, la preferencia tan marcada de las hembras solitarias de ciervo por la solana, pudo estar relacionada con la necesidad de refugio en un ambiente más cálido en el momento de la paridera, al comienzo del verano. Así, la mayor temperatura y xericidad en la solana, debían favorecer a las madres y crías de ciervo, al reducir el gasto energético para la termorregulación (Delibes-Senna 1996). Las hembras de gamo en verano no mostraron ninguna preferencia por hábitats con matorral, sin embargo, entre los pinares sin matorral y las dehesas se sitúan algunas zonas húmedas, con abundancia de juncas, que quizá fueran especialmente utilizadas para los partos, como en Doñana (Alvarez *et al.* 1975, San José 1988). Una vez incorporadas hembras y crías de ambas especies a los grupos matrilineales, y en el caso del ciervo, especialmente a los grupos mixtos (en los que son más abundantes, datos inéditos), aprovecharon especialmente los cultivos, recién abiertos, como alimento suplementario (Alvarez 1990).

La detección del déficit alimentario y las evidencias de daños sobre la vegetación leñosa y herbácea, que fueron posteriormente comprobados por Aranda (1995), condujeron a intensificar la caza del ciervo. Como consecuencia de ello, la sex-ratio pasó de 2 hembras

por cada macho a 1:1 (informe inédito 1993). El descenso de la población y el efecto de huida provocado por la caza (Batcheler 1960, San José 1988, Aranda 1995) causaron modificaciones en la estructura gregaria. Aranda (1995) mostró para 1993 una reducción del 50% en el tamaño medio de grupo de ciervo con respecto al valor de este estudio, un predominio de los individuos solitarios y que la variación estacional del gregarismo se ajustaba al patrón típico, ya mencionado. Sin embargo, el uso del hábitat resultó ser sustancialmente similar al encontrado por nosotros.

Bibliografía

- ALBON, S. D., STAINES, H. J., GUINNESS, F. E. y CLUTTON-BROCK, T. H. 1992. Density-dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer. *J. Anim. Ecol.*, 61: 131-137.
- ALVAREZ, G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, 2: 233-249.
- ALVAREZ, G. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecología*, 4: 159-169.
- ALVAREZ, F., BRAZA, F. y NORZAGARAY, A. 1975. Estructura social del gamo (*Dama dama*, *Mammalia*, *Cervidae*) en Doñana. *Ardeola*, 21: 1119-1142.
- ALVAREZ, G., MARTÍNEZ, T. y MARTÍNEZ, E. 1991. Winter diet of red deer stag (*Cervus elaphus* L.) and its relationship to morphology and habitat in central Spain. *Folia Zool.* 40: 117-130.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991a. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo. *Doñana, Acta Vert.*, 18: 63-99.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991b. Variación estacional de la dieta de machos, hembras y crías de gamo (*Dama dama*) en Quintos de Mora (Montes de Toledo). *Doñana, Acta Vert.*, 18: 217-236.

- APOLLONIO, M., FESTA-BIANCHET, M., MARI, F. y RIVA, M. 1990. Site-specific asymmetries in male copulatory success in a fallow deer lek. *Anim. Behav.*, 39: 205-212.
- APOLLONIO, M., FOCARDI, S., TOSO, S. y NACCI, L. 1998. Habitat selection and group formation pattern of fallow deer *Dama dama* in a submediterranean environment. *Ecography*, 21: 225-234.
- APPLEBY, M. C. 1983. Competition in a red deer stag social group: rank, age, and relatedness of opponents. *Anim. Behav.*, 31: 913-918.
- ARANDA, Y. 1995. *Estudio de una población de ciervos (Cervus elaphus) y de su interacción con el medio en un ecosistema mediterráneo*. Tesis doctoral. Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid.
- BARTOS, L., PERNER, V. y PROCHAZKA, B. 1987. On the relationship between social rank during the velvet period and antler parameters in a growing red deer stag. *Acta Theriol.*, 32: 403-412.
- BATCHELER, C. L. 1960. A study of the relations between roe, red and fallow deer, with special reference to Drummond Hill forest, Scotland. *J. Anim. Ecol.*, 29: 375-384.
- BRAZA, F., GARCÍA, J. E. y ALVAREZ, F. 1986. Rutting behaviour of fallow deer. *Acta Theriol.*, 31: 467-478.
- BRAZA, F., SAN JOSÉ, C., ARAGÓN, S. y DELIBES, J. R. 1994. *El corzo andaluz*. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía.
- BRAZA, F., SAN JOSÉ, C., BLOM, A., CASES, V. y CARRANZA, J. E. 1990. Population parameters of fallow deer at Doñana National Park (SW Spain). *Acta Theriol.*, 35: 277-288.
- BRAZA, F., VARELA, I., SAN JOSÉ, C. y CASES, V. 1989. Distribution actuelle du chevreuil (*Capreolus capreolus*), du daim (*Dama dama*) et du cerf (*Cervus elaphus*) en Espagne. *Z. Säugetierkd.*, 54: 393-396.
- BRESINSKI, W. 1982. Grouping tendencies in roe deer under agrocenosis conditions. *Acta theriol.*, 27: 427-448.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. y LAAKE, J. L. 1993. *Distance sampling. Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall. London.

- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R. y LAAKE, J. L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monogr.*, 72: 1-202.
- CARRANZA, J. 1986. Configuración espacial de los grupos mixtos en el Ciervo (*Cervus elaphus* L.) durante el período de celo. *Misc. Zool.*, 10: 347-352.
- CARRANZA, J. 1988. Dominance relationships in female groups of red deer: seasonal changes. *Acta Theriol.*, 33: 435-442.
- CARRANZA, J. 1991. Caza Mayor. Características de las especies y dinámica de las poblaciones: Ciervo. Pp: 69-94, en: Fuentes, A., Pajuelo, L. y Sánchez, I. (eds). *Manual de ordenación y gestión cinegética*. IFEBA. Badajoz.
- CARRANZA, J. 1993. Introducción a la ecología y comportamiento del ciervo en el hábitat mediterráneo. En: Arenas Casas, A. y Perea Remujo, A. (eds). *El ciervo en Sierra Morena*. Serv. Publ. Fac. Veterinaria. Universidad de Córdoba.
- CARRANZA, J., ALVAREZ, F. y REDONDO, T. 1990. Territoriality as a mating in red deer. *Anim. Behav.*, 40: 79-88.
- CARRANZA, J. y ARIAS DE REINA, L. 1987. Spatial organization of female groups in red deer (*Cervus elaphus*). *Behav. Process.*, 14: 125-135.
- CHAPMAN, D. y CHAPMAN, N. 1975. *Fallow deer. Their history, distribution and biology*. Terence Dalton Limited. Lavenham.
- CLARK, C. W. y MANGEL, M. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theor. Popul. Biol.*, 30: 45-75.
- CLUTTON-BROCK, T. H. y ALBON, S. D. 1978. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, 69: 145-170.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; ALBON, S. D. y GIBSON, R. M. 1979. The logical stag: adaptative aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.*, 27: 211-225.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D. y GUINNESS, F. E. 1987. Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.*, 56: 857-871.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. *Red deer, behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- COSTA, L. 1992. *Ecología del corzo en las montañas cantábricas*. Tesis doctoral. Facultad de Biología. Universidad de León.

- DELIBES-SENNA, J. R. 1996. *Ecología y comportamiento del corzo (Capreolus capreolus L.1758) en la sierra de Grazalema (Cádiz)*. Tesis doctoral. Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid.
- GAVIN, T. A., SURING, L. H., VOHS, P. A. y MESLOW, E.C. 1984. Population characteristics, spatial organization, and natural mortality in the columbian white tailed deer. *Wildlife Monogr.* 91: 1-41.
- GIBSON, R. M. y GUINNESS, F. E. 1980. Differential reproduction among red deer (*Cervus elaphus*) stags on Rhum. *J. Anim. Ecol.*, 49: 199-208.
- GORDON, I. J. e ILLIUS, A. W. 1989. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. *Oecologia*, 79: 383-389.
- HANNU, R. y RANTA, E. 1998. Group foraging, gain and the finder's advantage. *Oikos*, 82: 515-521.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-431.
- HIROTANI, A. 1990. Social organization of reindeer (*Rangifer tarandus*), with special reference to relationships among females. *Can. J. Zool.*, 68: 743-749
- HIRTH, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monogr.*, 53: 1-55.
- JARMAN, P. J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48: 215-267.
- JEPPESEN, J. L. 1987. Seasonal variation in groupe size, and sex and age composition in a danish red deer (*Cervus elaphus*) population under heavy hunting pressure. *Danish review of game biology*, 13: 1-19.
- JODRA, P. 1981. Parámetros de gregarismo del gamo (*Dama dama*) en el Coto de Doñana. *Doñana, Acta Vert.*, 8: 237-289.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
- KOJOLA, I. 1989. Mother's dominance status and differential investment in reindeer calves. *Anim. Behav.*, 38: 177-185.
- LINCOLN, G. A. y GUINNESS, F. E. 1973. The sexual significance of the rut in red deer. *J. Reprod. Fert.*, 19: 475-489.

- LINCLON, G. A., YOUNGSON, R. W. y SHORT, R. V. 1970. The social and sexual behaviour of the red deer stag. *J. Reprod. Fert.*, 11: 71-103.
- LISTER, A. M. 1987. Diversity and evolution of antler form in Quaternary deer. Pp. 81-98, en: Wemmer, C. M. (ed.). *Biology and management of the Cervidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MAUBLANC, M. L., BIDEAU, E. y VINCENT, J. P. 1985. Données préliminaires sur la tendance grégaire chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) en milieu ouvert, durant l'automne et l'hiver; comparaison avec le milieu forestier. *Mammalia*, 49: 1-11.
- MCCULLOUGH, D. R., HIRTH, D. H. y NEWHOUSE, S. J. 1989. Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 53: 277-283.
- MIQUELLE, D.G., PEEK, J. M. y VAN BALLEMBERGHE, V. 1992. Sexual segregation in Alaskan moose. *Wildlife Monogr.*, 122: 1-57.
- OJEDA, J., BRAZA, F. ALVAREZ, F. y AZCÁRATE, T. 1983. La población de gamos del Parque Nacional de Doñana en 1979. *Doñana, Acta Vert.*, 10: 221-224.
- OLI, M. K. y ROGERS, M. E. 1996. Seasonal pattern in group size and population composition of blue sheep in Manang, Nepal. *J. Wildlife Manage.*, 60: 797-801.
- PIELOU, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- PRINS, R. A. y GEELLEN, M. J. H. 1971. Rumen characteristics of red deer, fallow deer, and roe deer. *J. Wildlife Manage.*, 35: 673-680.
- PRODON, R. y LEBRETON, J. D. 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenées. I. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- PUSEY, A. E. y PACKER, C. 1997. The ecology of relationships. Pp. 254-283, en: Krebs, J. R. y Davies, N. B. (eds.). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell Science.
- RECUERDA, P. y ARIAS DE REINA, L. 1980. Etograma del Ciervo (*Cervus elaphus*) en período de no reproducción. *Doñana, Acta Vert.*, 7: 229-248.
- ROGERS, P. M. y MYERS, K. 1980. Animal distributions, landscape classification and wildlife management, Coto Doñana, Spain. *J. Appl. Ecol.*, 17: 545-565.

- SAN JOSÉ, C. 1988. *Estrategia reproductiva de las hembras de gamo, Dama dama L.* Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- SAEZ-ROYUELA, C. y TELLERÍA, J. L. 1991. Roe deer (*Capreolus capreolus*) distribution in Central Spain. *Folia Zool.*, 40: 37-45.
- SAITOH, T., BJØRNSTAD, O. N. y STENSETH, N. C. 1999. Density dependence in voles and mice: a comparative study. *Ecology*, 80: 638-650.
- SCHAAL, A. 1982. Influence de l'environnement sur les composantes du groupe social chez le daim cervus (*Dama dama L.*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36: 163-174.
- SINCLAIR, A. R. E. 1985. Does interspecific competition or predation shape the african ungulate community?. *J. Anim. Ecol.*, 54: 899-918.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1980. *Introducción a la bioestadística*. Reverté. Barcelona.
- SORIGUER, R. C., FANDOS, P., BERNÁLDEZ, E. y DELIBES-SENNA, J. R. 1994. *El ciervo en Andalucía*. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía.
- STAINES, B. W., CRISP, J. M. y PARISH, T. 1982. Differences in the quality of food eaten by red deer (*Cervus elaphus*) stags and hinds in winter. *J. Appl. Ecol.*, 19: 65-77.
- VENIER, L. A. y FAHRIG, L. 1998. Intra-specific abundance-distribution relationships. *Oikos*, 82: 483-490.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J.
- ZEJDA, J. 1978. Field grouping of roe deer in a lowland region. *Folia Zool.*, 27: 111-122.
- ZEJDA, J. y BABICKA, C. 1983. Variability of antlers in a sika deer (*Cervus nippon*) population in Czechoslovakia. *Folia Zool.*, 32: 225-240.

CAPÍTULO 10

TENDENCIA DEMOGRÁFICA Y CONDICIÓN CORPORAL DE LA POBLACIÓN DE CIERVOS ENTRE 1986 Y 1998

Resumen

En este capítulo se exploran las relaciones denso-dependientes y ambientales de la condición corporal de los machos y hembras de ciervo de Quintos de Mora, durante la serie de años 1986 a 1998. Los resultados son interpretados a la luz del manejo cinegético efectuado mediante diversas modalidades de extracción, y, de forma específica, de la caza selectiva. Se ofrece una caracterización de la cuerna de los machos de la población que se compara con los valores de las cuernas de los selectivos, y se analizan las variaciones interanuales de las medidas de las cuernas, así como de los pesos e índices de grasa perirrenal en machos y hembras, como índices de condición corporal, y del número de cuerpos lúteos, como expresión de la fecundidad.

Las extracciones de hembras realizadas entre 1988 y 1998 produjeron una reducción en la densidad de individuos y en la sex-ratio de la población, coincidentes con los objetivos perseguidos en los planes de caza. No obstante, la irregularidad de la aplicación de los criterios y cupos de extracción no permitió que estas tendencias se estabilizaran, de forma que las fluctuaciones observadas mermaron notablemente la eficacia de los planes de manejo. Tanto los valores medios de las medidas de las cuernas utilizadas para caracterizar la población, como los de las selectivas, experimentaron una tendencia creciente durante el período de estudio. El resto de índices de condición y fecundidad no mostraron ninguna tendencia significativa, pero en el caso de los pesos de las hembras y de los índices de grasa de ambos sexos, se encontraron diferencias interanuales. De las características ambientales, solo la temperatura pareció influir en el peso corporal de las hembras, ya estuvieran o no preñadas. Sin embargo, los parámetros demográficos mostraron un efecto más acusado en ambos sexos, de acuerdo con procesos denso-dependientes.

Las cuernas fueron mayores a medida que la densidad descendía, lo cual se reflejó tanto en la longitud total como en el número de puntas. A su vez, cuanto mayor eran las cuernas y menor la proporción de machos en la población, aumentaba el número de crías nacidas por hembra adulta. Paralelamente, un incremento de la densidad ocasionaba un descenso del índice de grasa perirrenal en los machos selectivos, pero no así, en el conjunto de los machos. La condición corporal de las hembras no influyó en la tasa de natalidad.

10.1. Introducción

En los capítulos precedentes se han estudiado la alimentación de las poblaciones de cérvidos, la distribución espacial y temporal de los individuos y del gregarismo, así como las variaciones de distribución asociadas al hábitat en Quintos de Mora durante el año 1986-1987. Varios años después, Aranda (1995) estudió las relaciones entre la distribución del ciervo, los efectos del herbivorismo sobre la vegetación y las cuotas de extracción contempladas en el Plan Técnico de Caza vigente (Ramos 1990), aprobado con posterioridad al primer trabajo de Alvarez (1988). Ambas autoras inferían la existencia de un déficit alimentario como consecuencia de las altas densidades de la población de ciervos, que no parecía ser paliado por el alimento que se administraba suplementariamente (Alvarez 1990) y que repercutía en las estrategias intrapoblacionales (Alvarez 1990, Alvarez y Ramos 1991).

En dichas condiciones, las exigencias nutritivas según clases de individuos y el rango de dominancia se vislumbraban como los factores determinantes de las diferencias encontradas en la condición corporal dentro de una misma clase de individuos, como se demostró para los machos de ciervo en invierno (Alvarez *et al.* 1991). Por otro lado, se observó (ETI 1993, Aranda 1995) que la aproximación progresiva a 1 de la sex-ratio en la población de ciervos como consecuencia de la distribución de las extracciones, se traducía en una mejora de la condición corporal de los individuos. Simultáneamente, se efectuó una caracterización y ordenación de los sistemas silvopascícolas de Quintos de Mora (San Miguel 1993, 1995) de cara al aprovechamiento por la caza mayor de los pastizales naturales y artificiales del área de estudio. Transcurridos doce años desde el inicio de estos estudios interesaba conocer la variación interanual de la estructura demográfica y de la condición corporal en relación con la aplicación de los Planes Técnicos de Caza y el manejo del medio.

Diferentes autores han destacado la importancia de la calidad del territorio y de las condiciones ambientales en el desarrollo de la cuerna de los ungulados y, en general, en la condición corporal (Bunnell 1978). De aquí que los pesos del cuerpo de los adultos de

ciervo y el tamaño de la cuerna de los machos varían entre distintas áreas de campeo y hábitats, como fue observado por Mitchell (1971) y por nosotros en Quintos de Mora (Alvarez *et al.* 1991 y Capítulo 9). En lo que a la estacionalidad se refiere, el tiempo de disponibilidad de proteínas en las plantas y de accesibilidad a las mismas es importante para el crecimiento de la cuerna, por lo que se considera que el invierno es el principal período de estrés nutricional en las latitudes septentrionales, mientras que en las meridionales el verano es el período de peor cantidad y calidad forrajera, en ausencia de alimento suplementario (Asleson *et al.* 1997). Pero, aparte de las variaciones estacionales, las condiciones climáticas propias de cada año influyen en el crecimiento de los individuos y en el ciclo reproductor (Fandos 1989), observándose marcadas diferencias interanuales, tanto en el crecimiento de la cuerna, en función de la precipitación y de la producción primaria asociada (Bunnell 1978), como en los pesos al nacer por influencia de la temperatura media de los meses anteriores (Albon *et al.* 1987 en Smith *et al.* 1997).

Loison *et al.* (1999) sintetizan las relaciones encontradas entre el ambiente y la densidad de población con el crecimiento y la condición corporal. Consideran que el tamaño del cuerpo de los individuos jóvenes de ciervo se moldea mediante un balance entre el éxito reproductor futuro y el riesgo inmediato de mortalidad, de tal manera que se produce una selección fenotípica precoz de la masa del cuerpo, que tiende a un incremento del dimorfismo a partir del nacimiento. Desde luego, son numerosas las investigaciones que tratan las relaciones entre la morfología, el comportamiento y la reproducción, como por ejemplo, entre la fertilidad y el peso de las hembras (Albon *et al.* 1983, Albon *et al.* 1986), el éxito reproductor, el tamaño del harén y la dominancia (Gibson y Guinness 1980), el éxito reproductor y el crecimiento (Clutton-Brock *et al.* 1986, Rose *et al.* 1998), el peso del cuerpo y la supervivencia invernal (Guinness *et al.* 1978, Gaillard *et al.* 1997), la longitud de la cuerna y el peso del cuerpo (Bunnell 1980, Fandos y Vigal 1988, Fandos *et al.* 1989), el rango social y el tamaño de la cuerna (Bartos *et al.* 1988), etc. Todas ellas indican la importancia de la condición corporal de los individuos y de su función primordial en la dinámica de población (Gaillard *et al.* 1996).

La condición de un animal es entendida como el estado de sus reservas totales de energía,

en referencia a un nivel general de salud del animal (Caughley 1971, Mitchell *et al.* 1976). Se asume que los animales con altos niveles de grasa también tienen niveles adecuados de otros recursos en su cuerpo (Johns *et al.* 1984). El índice de grasa perirrenal es uno de los indicadores de condición corporal más utilizado, pero también el peso del cuerpo, el número de cuerpos lúteos y las medidas de las cuernas, entre otros (Huxley 1926, Anderson y Medin 1969, Caughley 1971, Mitchell *et al.* 1976, Verme y Ozoga 1980, Kie *et al.* 1983, Potvin y Huot 1983, Saether y Haagenrud 1983, Kie 1988, Kucera 1997). El análisis de la condición corporal ha sido extensamente utilizado en estudios de ungulados para valorar los efectos denso-dependientes en una población (Guinness *et al.* 1978, Clutton-Brock *et al.* 1987, Kie 1988). Los cambios denso-dependientes en la mortalidad y en la natalidad conducen a una población a una densidad en equilibrio a través de un proceso de regulación (Singer *et al.* 1997). En muchos casos, esta regulación debe ser forzada mediante la gestión para conseguir una densidad óptima que produzca un máximo rendimiento de la población (Carranza 1991) y un mínimo impacto en los hábitats utilizados. En ello se basa la teoría de la explotación de poblaciones (harvest theory) para obtener una cuota de extracciones adecuada (McCullough 1996), distribuida por sexos y edades, que son el fundamento de los Planes Técnicos de Caza (Vélez Fernández 1996).

En Quintos de Mora se aplicaron un Plan de aprovechamiento cinegético y un Plan Técnico de Caza (Ramos 1990) sucesivos durante el período de estudio. En ellos se contemplaron varias modalidades de caza y extracciones de reses vivas con objeto de garantizar una actividad cinegética que, simultáneamente, permitiera disminuir la densidad de población de ciervo e igualar su sex-ratio. Esto ha brindado la oportunidad de efectuar una evaluación de la efectividad de los mismos, y de profundizar en el conocimiento de las respuestas de distintas medidas morfológicas e índices de condición corporal a los cambios de densidad, de sex-ratio y ambientales.

10.2. Material y métodos

10.2.1. Parámetros demográficos

Se utilizó la densidad (ind/ha) o la abundancia de individuos (IKA: ind/km), la sex-ratio y la tasa de natalidad de los años 1987 a 1998, como parámetros demográficos que caracterizaban la población de estudio y para analizar las relaciones con la condición corporal de los individuos. Los datos de los años posteriores al presente estudio forman parte del programa de seguimiento de Quintos de Mora.

McCullough (1994) demostraron que los patrones de actividad y de comportamiento diferían entre clases de individuos, afectando al cálculo de la densidad y los parámetros demográficos. Concretamente vieron que la proporción entre sexos estaba influida principalmente por la conducta de alerta y que la tasa de natalidad experimentaba variaciones mensuales. Por esta razón, sugirieron la exploración cuidadosa de los datos de cada área de estudio para determinar la época más adecuada para la obtención y uso de las tasas como parámetros demográficos, recomendando la primavera para el cálculo de la sex-ratio. En Quintos de Mora, la comparación de las estimas de primavera y de otoño efectuadas a partir del año 1988 (ETI 1993 y Apéndice 1 para el año de estudio) sugirió el uso de los datos de otoño para la comparación interanual de la demografía.

La densidad fue calculada de acuerdo con Alvarez (1988) (véase también ETI 1993). La densidad y abundancia de individuos estuvieron significativamente correlacionadas ($r=0,64$, $n=11$, $p<0,05$), pero como el valor de r no fue muy alto y, por otra parte, las estimas de densidad varían para un mismo conjunto de datos en función del estimador utilizado y del tratamiento de los datos previo a la estima (Buckland *et al.* 1993), interesaba conocer cual de las dos variables se relacionaba mejor con los índices de condición corporal. La sex ratio fue calculada como el nº de machos/por el nº de hembras (Fandos 1986) y la tasa de natalidad como el nº de crías/por el nº total de hembras. Los datos disponibles a partir del año de estudio incluían entre las hembras las de 1 y 2 años, lo cual fue justificado por encontrar una tasa de fecundidad del 30% en hembras entre 1 y 2 años

(ETI 1993). No obstante, los análisis efectuados en este estudio (véase el Apéndice 1) muestran una tasa de natalidad inferior incluyendo todas las hembras que utilizando solamente las hembras mayores de 2 años, como consecuencia de una menor fecundidad y de un retraso de los partos de las hembras de edad inferior (Clutton-Brock *et al.* 1982). Por este motivo, coincidiendo con Soriguer *et al.* (1994) y Eberhardt *et al.* (1996) se recomienda utilizar las hembras mayores de dos años para el cálculo de la tasa de natalidad.

Como la población de estudio estaba sometida a un manejo cinegético, se exploraron las tendencias en las extracciones de individuos (machos, hembras, crías y totales) efectuadas durante la misma serie de años (1987-98 Rodríguez Vigal, com. pers.), por su previsible efecto en los parámetros demográficos. Se agruparon las extracciones procedentes de distintos modos de captura (montería, batida, rececho, caza selectiva, muertos por perros en ganchos de jabalí, muerte por causa desconocida y capturas de animales vivos para repoblar otras fincas), analizando independientemente las capturas de animales vivos y las de caza selectiva.

Se efectuaron correlaciones de Spearman entre las variables demográficas y los años para inferir la existencia de tendencias significativas. Así mismo, se exploró la existencia de una relación significativa entre éstas y el número de hembras y machos extraídos de la población desde el invierno anterior y también con las extracciones acumuladas en los dos años anteriores.

10.2.2. Variables ambientales

Como variables ambientales se han considerado la temperatura media (°C) y la precipitación (mm) de los períodos del año que podían influir en mayor medida en la condición corporal de los individuos. Así, se han utilizado los valores medios de la serie 1986-1998 de los períodos comprendidos entre septiembre y marzo (condiciones invernales), marzo y julio (condiciones durante el desarrollo de la cuerna), marzo y septiembre (condiciones del final de preñez y nacimiento de las crías) y el período anual (septiembre-agosto). La mayor parte de los datos meteorológicos corresponden a la

estación de Quintos de Mora, excepto los de 1986 y 1987, que se han predicho por regresión a partir de los valores medios mensuales de la estación más próxima, Los Cortijos de Arriba, a 25 km, cuyo término municipal linda con el área de estudio.

10.2.3. Índices de condición corporal

10.2.3.1. *Uso de desmogues como índice de condición corporal de los machos*

Anualmente, 8 agentes forestales recogían las cuernas de ciervo y gamo formadas el año anterior, para lo cual se prospectaba exhaustivamente toda la finca. Los desmogues eran pesados con precisión de 0.1 g y medidos con cinta métrica. En este estudio se utilizó el peso y las siguientes medidas de los desmogues con 3 ó más puntas recolectados entre 1986 y 1998: longitud total de la cuerna, longitud de la primera luchadera, longitud de la segunda luchadera, longitud de la punta central, perímetro de la roseta, perímetro de la cuerna entre la primera luchadera y la punta central (1), perímetro de la cuerna entre la punta central y la corona (2) y número de puntas (Marques de Laula 1987). Todas las variables se transformaron con \log_{10} para normalizar los datos.

Se examinó la matriz de correlaciones entre todas estas medidas con el fin de reducir el número de variables originales, evitando variables redundantes o innecesarias. Se observó una correlación elevada entre los dos perímetros 1 y 2 ($r=0,78$) y correlaciones bajas entre la longitud de la segunda luchadera y el resto de medidas ($r=0,26$ a $0,36$), lo que justificó la eliminación del perímetro 2 y de esta última para posteriores análisis. Con el resto de variables se efectuó un análisis de componentes principales (ACP) para obtener una expresión sintética del tamaño o desarrollo de la cuerna. Esto nos facilitó analizar su variabilidad interanual y espacial mediante ANOVAs. Pero, por otra parte, interesaba identificar las variables más adecuadas como índice de condición corporal para analizarlas conjuntamente con otros índices y variables demográficas. Para ello se efectuó un análisis de regresión múltiple por pasos entre el componente de más peso en el ACP y las variables originales.

10.2.3.2. *Índices de condición corporal de las hembras*

Se trabajó con los datos de animales cazados en Quintos de Mora entre las temporadas 1988-1989 y 1997-1998 (Rodríguez Vigal y Pérez Castell, 1997). Estos individuos no fueron cazados con criterios selectivos, por lo que pueden considerarse una muestra representativa de la población total de hembras. Para el estudio de la condición corporal o calidad de los animales (Caughley, 1971) se seleccionaron las variables para las que se disponía de datos de la serie completa de años. Se utilizó el peso del animal entero (total) y no el peso eviscerado, como hubiera sido más adecuado para evitar un incremento de la varianza debido a la ingesta anterior a la muerte del animal (Caughley 1971, Sand 1996). Caughley (1971) utiliza el tamaño (longitud cabeza-tronco) como un índice de la ingesta nutricional entre el nacimiento y la edad de captura y considera el peso total insatisfactorio porque incluye el tamaño y las reservas de grasa en la misma medida, confundiendo efectos a corto y largo plazo. De la longitud cabeza-tronco solo se disponía de datos desde el 89 al 92. Utilizando los datos de estos años (89-92) se encontró una correlación de 0,53 ($p < 0,001$, $n=52$) entre el peso total (PT) y el peso eviscerado (PE: sin vísceras, cabeza y tibias), una correlación de 0,82 ($p < 0,001$, $n=52$) entre la longitud cabeza-tronco (LCT) y el peso total y de 0,39 ($p < 0,004$, $n=52$) entre LCT y el peso eviscerado. Las correlaciones obtenidas a partir de una muestra de machos (véase apartado siguiente) fueron más altas (PT-PE: $r=0,86$, $p < 0,001$; LCT-PT: $r=0,63$, $p < 0,001$; LCT-PE: $r=0,60$, $p < 0,05$, $n=48$). Estos resultados justificaron el uso del peso total entre las variables de condición corporal.

Se calculó también un índice de grasa perirrenal (IGR), como: (peso del riñón + peso de grasa que rodea el riñón)/peso del riñón (Mitchell y Lincoln 1973). Los riñones, sin diferenciar derecho e izquierdo, una vez limpios y sin la piel que los cubría, fueron pesados con precisión de 0.01g, igual que la grasa (ETI 1993). Por último, se consideró el número de cuerpos lúteos (CL) en ovarios como indicador de la fecundidad. Los ovarios fueron incluidos en líquido de Bouin durante una semana, fijados posteriormente en alcohol de 70° y seccionados en cortes sagitales cada 2mm de espesor (ETI 1993; Mitchell *et al.* 1976).

Con objeto de que la edad no influyera en la comparación interanual (Caughley 1971), las edades estuvieron equirrepartidas entre años en la muestra. Se seleccionaron animales entre 5 y 12 años, comprobándose, en todo caso, que los coeficientes de regresión entre las variables de condición y la edad fueran bajos (PT, $r=0,095$; IGR, $r=0,07$; CL, $r=0,05$). La mayor parte de las capturas se realizaron entre octubre y enero, pero hubo algunos datos de marzo, abril, agosto y septiembre. Considerando todos los meses, se encontraron diferencias significativas entre meses en el peso, pero no en el índice de grasa perirrenal ni en el número de cuerpos lúteos (Apéndice 1). De acuerdo con estos resultados y los de otros autores (Albon *et al.*, 1986), se excluyeron de los análisis interanuales los datos de peso de los meses de marzo y abril, los de agosto de IGR y los de agosto y septiembre de cuerpos lúteos cuando su valor era 0, puesto que estos individuos podían no estar en fase de “estro” (Mitchell *et al.* 1976). Se efectuaron ANOVAs para testar las diferencias en la variación interanual de cada variable. PT, IGR y CL se compararon con una correlación de Spearman; el peso de la hembras con y sin cuerpos lúteos se comparó mediante un test de U de Mann-Whitney.

10.2.3.3. *Índices de condición corporal en machos selectivos*

Las diferentes modalidades de caza suponen una extracción de individuos que pueden diferir en sus características morfológicas y de condición corporal. De hecho, en la caza selectiva se pretende eliminar a individuos con peor aspecto morfológico o de determinadas clases de edad (Lotze 1968, Chabaud 1975), mientras que otras modalidades de caza pueden extraer una muestra aleatoria o no de la población dependiendo del área o de los tipos de hábitats dominantes en la mancha de caza (Capítulo 8). En este estudio se utilizaron individuos muertos por caza selectiva en Quintos de Mora entre las temporadas de 1988-89 y 1997-98, de acuerdo con los planes técnicos de caza y las indicaciones de los gestores. Como en el caso de las hembras, se utilizó el peso total (PT) y el índice de grasa perirrenal (IGR). Las cuernas se caracterizaron mediante la longitud total, el perímetro 1, el perímetro de la roseta y el número de puntas.

La muestra utilizada comprendía animales de entre 3 y 12 años de edad. Aunque la

correlación del peso con la edad de 3 a 5 años fue baja ($r=0,096$), en las variables de la cuerna fue algo superior (LT: $r=0,23$; NP: $r=0,17$); la correlación entre variables morfológicas y edad de 6 a 13 años fue ligeramente más baja en conjunto (PT: $r=0,10$, LT: $r=0,16$, NP: $r=0,10$). Así pues, con objeto de controlar el efecto de la edad, la muestra incluyó igual proporción de individuos de 3, 4 y 5 años e igual proporción entre las clases de 3 a 5 y de 6 a 12 años, estando éstos también equirrepartidos. El máximo de capturas se realizó entre septiembre y febrero. Se eliminaron los datos de peso e IGR que correspondieron a individuos cazados en agosto (Apéndice 1). Como en los casos anteriores se efectuaron ANOVAs para el estudio de la variabilidad interanual. Los valores del índice de grasa perirrenal y del peso se analizaron mediante el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman.

10.2.4. Relaciones entre demografía, ambiente y condición corporal

Se aplicó análisis de regresión por pasos para identificar los conjuntos de variables que explicaran el máximo porcentaje de varianza de los índices de condición corporal de machos y hembras de ciervo. Todas las variables fueron transformadas logarítmicamente. Cada índice de condición corporal, incluyendo las medidas más importantes de las cuernas (apartado 10.3.2.1.), se utilizó como una variable dependiente. Como variables independientes se utilizaron la densidad, el IKA, la sex-ratio, la temperatura media y la precipitación (de los períodos estacionales o anuales indicados), de acuerdo con el siguiente ejemplo: condición corporal de animales de la temporada 89-90, densidad o IKA y sex-ratio de septiembre del 89, variables ambientales de septiembre 88 a septiembre 89 y períodos intermedios y extracciones del 88 al 89. En el caso de los machos se utilizaron los índices de las capturas selectivas y también los desmogues, con objeto de contrastar posibles diferencias. Las medidas de los desmogues se compararon con la densidad y sex-ratio del año previo al crecimiento de la cuerna y las variables ambientales del período de crecimiento y previo al mismo. Se utilizó el mismo procedimiento para relacionar las variables reproductivas (natalidad y fecundidad -CL-) con el resto de variables demográficas, ambientales y de condición corporal del período previo al que se obtuvieron las de reproducción, según el siguiente ejemplo: tasa de natalidad de septiembre del 89,

sex-ratio de septiembre del 89, condición corporal de la temporada 88-89, densidad o IKA de septiembre del 88 (que podían influir en la condición corporal del 88-89) y variables ambientales del 88-89 (durante el período reproductor).

10.3. Resultados

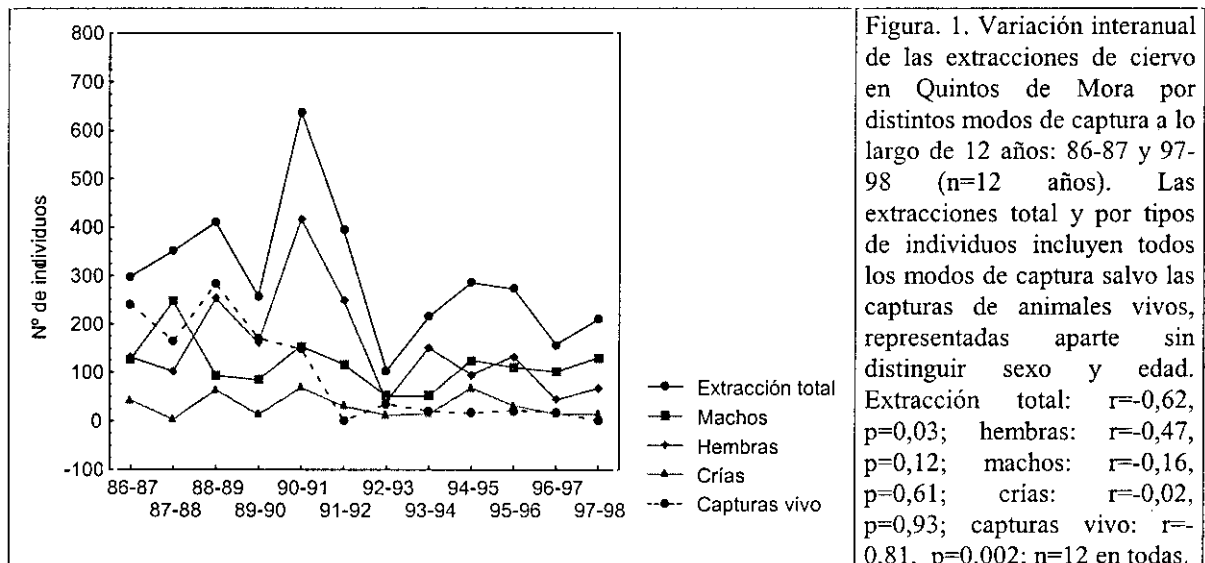
10.3.1. Variación interanual de los parámetros demográficos

Las extracciones totales de individuos de la población y por sexos y clases de edad, con independencia del modo de captura (incluyendo los animales vivos) experimentaron a lo largo de los años una tendencia decreciente no significativa (Fig. 1). Las extracciones de hembras representaron el 47,8% de media de todas las extracciones. Las hembras entre 1 y 2 años constituyeron el 8% ($8,3 \pm 6,5$) de las hembras extraídas y los machos entre 1 y 2 años el 17% ($16,9 \pm 10,4$) del total de machos. Excepto en los dos primeros años y en los últimos de la serie estudiada, se extrajeron en conjunto más hembras que machos (Fig. 1). Las capturas de animales vivos disminuyeron significativamente desde 1986 a 1998 (Fig. 1).

La caza selectiva representó el 58% ($58,46 \pm 31,37$) de la extracción total, si bien se debe de tener en cuenta que casi todas las hembras extraídas correspondieron a esta modalidad (excepto en los primeros años, en los que fueron capturadas en vivo) aunque no fueran cazadas con un criterio selectivo propiamente dicho. Al contrario que con las capturas de animales vivos, el porcentaje de caza selectiva con respecto al total de extracciones incrementó significativamente a través de los años, aunque no lo hizo el número de individuos extraídos de esta manera (Fig. 2). Las extracciones de hembras dominaron entre los años 90 y 92, período durante el cual la estrategia de extracciones se mantuvo estable.

Las extracciones de hembras efectuadas desde el invierno previo al cálculo de la densidad, sex-ratio y natalidad, no se relacionaron significativamente con éstas (Fig. 3, D: $r = -0,27$, $p = 0,42$; S-R: $r = 0,18$, $p = 0,60$; Nat: $r = -0,44$, $p = 0,17$; $n = 11$ para todas); las correlaciones con

la extracciones totales fueron todavía más bajas). La correlación incrementó para la sex-ratio cuando se relacionó con las extracciones acumuladas de dos años anteriores (D: $r=-0,13$; Nat: $r=-0,40$; S-R: $r=0,66$, $p=0,05$; $n=9$). Además, en el caso de la densidad y de la sex-ratio, las relaciones fueron más bajas con las extracciones de machos desde el invierno anterior (D: $r=0,07$, $p=0,84$; S-R: $r=-0,24$, $p=0,47$; $n=12$), confirmando que es la extracción de hembras la que produce la reducción de densidad y el incremento de la sex-ratio. No obstante, ni la densidad ni la sex-ratio, ni la tasa de natalidad mostraron una tendencia significativa a lo largo de los años (D: $r=-0,03$, $p=0,92$; S-R: $r=0,37$, $p=0,25$; Nat: $r=0,42$, $p=0,20$). Como era de esperar por las extracciones efectuadas, la densidad mostró una tendencia ligeramente decreciente, mientras que para la sex-ratio y la natalidad la tendencia fue creciente, indicando que la irregularidad del manejo de la población no permitió que estas tendencias se estabilizaran. Los valores anuales de los parámetros demográficos se muestran en el Apéndice 2.



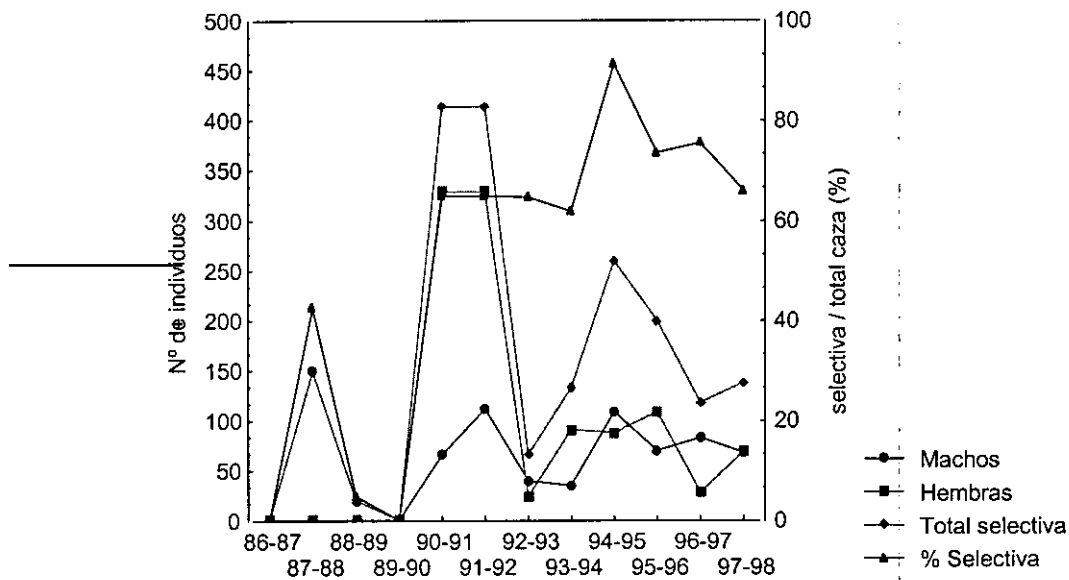


Figura. 2. Variación interanual del número de individuos extraídos de la población por caza selectiva y del porcentaje de caza selectiva con respecto al total de extracciones, desde 1986 a 1998 en Quintos de Mora. Las hembras extraídas por esta modalidad no respondieron en general a un criterio selectivo específico, de manera que pueden considerarse no selectivas. Las correlaciones con los años dieron valores muy bajos, excepto para el porcentaje de caza selectiva con respecto al total ($r=0.83$, $n=12$, $p=0.001$).

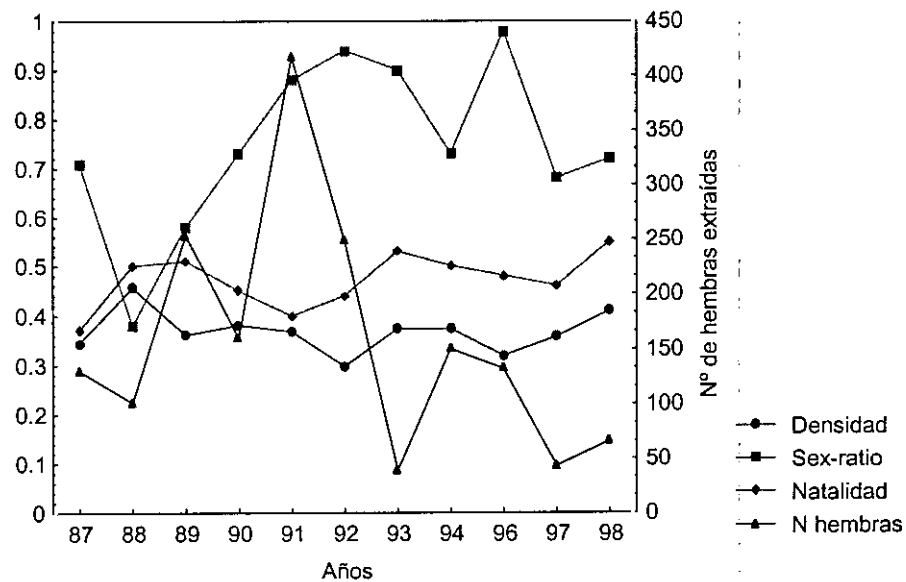


Fig. 3.- Variación interanual de la densidad (ind/ha), sex-ratio, tasa de natalidad y número de hembras extraídas de la población desde el invierno anterior, entre 1987 y 1998 en Quintos de Mora.

10.3.2. Caracterización de la condición corporal

10.3.2.1. *Uso de la cuerna como índice de condición corporal de los machos*

Relaciones entre los parámetros descriptivos de la morfología de los desmogues.- Las medias y desviaciones estandar de la serie 1986-98 de las variables descriptivas de los desmogues se muestran en el Apéndice 3. El ACP realizado con dichas variables extrajo un solo factor (F1) que explicó el 66,4% de la varianza. La variable que más contribuyó a dicho factor fue el peso seguida del perímetro 1, el perímetro de la roseta, la longitud total, la longitud de la primera luchadera y la longitud de la punta central (eigenvalor=4,65; factores de carga=0,93, 0,88, 0,85, 0,81, 0,80 y 0,73, respectivamente, $p<0,05$). El número de puntas no contribuyó significativamente a explicar el tamaño de la cuerna, pero entró, junto con la longitud total, el perímetro 1, el perímetro de la roseta, la primera luchadera y la punta central en el modelo predictivo del peso (Tabla 1; $r=0,92$, $F_{6,1622}=1587,5$, $p<0,001$). Se explicó un porcentaje mayor de varianza para la cuerna izquierda que la derecha (R^2 : 0,85 vs 0,71, respectivamente) lo que sugirió el uso de la cuerna izquierda en el análisis espacial (por áreas y sectores) y en la comparación con los parámetros demográficos y ambientales.

Variable	B	SE	B *	t**	R ²
Intercepto	-1,29	0,05		-24,36	
LT	0,88	0,04	0,36	21,49	0,73
P1	0,89	0,07	0,24	13,76	0,81
NP	0,43	0,03	0,15	13,20	0,83
PR	0,70	0,06	0,17	11,23	0,84
L1	0,20	0,02	0,12	8,41	0,85
PC	0,08	0,02	0,05	4,00	0,85

* Valor estandarizado, ** $P<0,001$

Tabla 1.- Resultados del análisis de regresión por pasos entre la variable independiente, el peso, y el resto de las variables de la cuerna del ciervo, de los desmogues recolectados entre 1986 y 1998 en Quintos de Mora. LT= longitud total, P1= perímetro (1), NP= número de puntas, PR= perímetro de la roseta, L1= longitud de la primera luchadera, PC= longitud de la punta central.

Variación interanual. Comparación entre desmogues y cuernas selectivas.- Se encontró una tendencia creciente del tamaño de la cuerna estimada mediante F1 entre 1986 y 1998, manifestándose diferencias significativas entre años (Fig. 4, ANOVA: Año, cuerna izda., $F_{12,1616}=23,26$, $p<0,001$, los tests de Tukey *a posteriori* mostraron diferencias con el 86 a partir del 91 $p<0,03$). En 1994 la cuerna fue significativamente más grande que en el resto de los años ($p<0,04$, a excepción del 98). Este mismo patrón de incremento se encontró para cada variable, pero el peso y el número de puntas mostraron otro pico acentuado en el año 89. La tendencia creciente del desarrollo de los desmogues fue independiente del área (monte y raña) en la que fueron recogidos (ANOVA de 2 factores: Área, $F_{1,1444}=0,021$, $p=0,9$; Área x Año, $F_{12,1444}=1,58$, $p=0,09$).

Las tendencias anuales en las medidas de las cuernas de los machos selectivos también fueron crecientes, aunque mostraron mayores fluctuaciones que en el caso de los desmogues. Se encontraron diferencias significativas entre años en el perímetro 1 y en el número de puntas. Los máximos valores encontrados en estas dos variables y en el perímetro de la roseta se produjeron en las temporadas 92-93 y 96-97. El incremento a lo largo de los años fue mayor en el perímetro 1, del tipo del observado para los desmogues (Fig. 5). La correlación entre las medidas fue mayor en los desmogues que en las cuernas selectivas, indicando un desarrollo más heterogéneo en estas últimas (LT-PR, LT-P1, PR-P1: $0,66^*$ vs $0,36^*$, $0,74^*$ vs $0,77^*$, $0,74^*$ vs $0,30$, desmogues vs selectivas, $* p<0,05$).

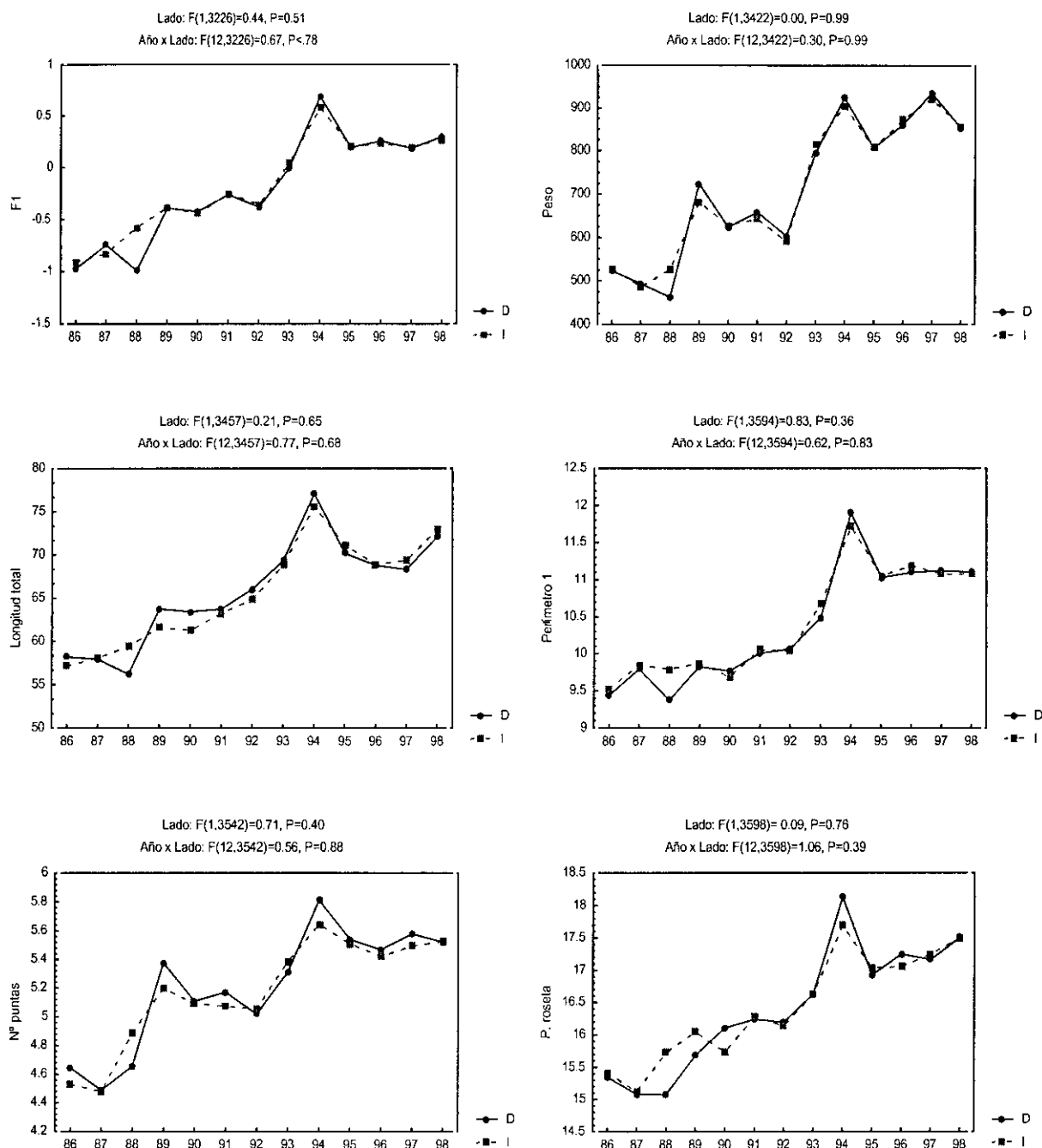


Figura 4. Variación interanual del tamaño de la cuerna del ciervo expresado mediante el F1 del ACP realizado con el peso y medidas de las cuernas y la variables morfológicas más importantes para la cuerna derecha e izquierda, entre los años 1986-1998, en Quintos de Mora. Resultados de regresión lineal con años: F1, peso, LT, $r=0,91$, $R^2=0,82$, $p<0,001$; NP, $r=0,89$, $R^2=0,79$, $p<0,001$; todos $n=13$.

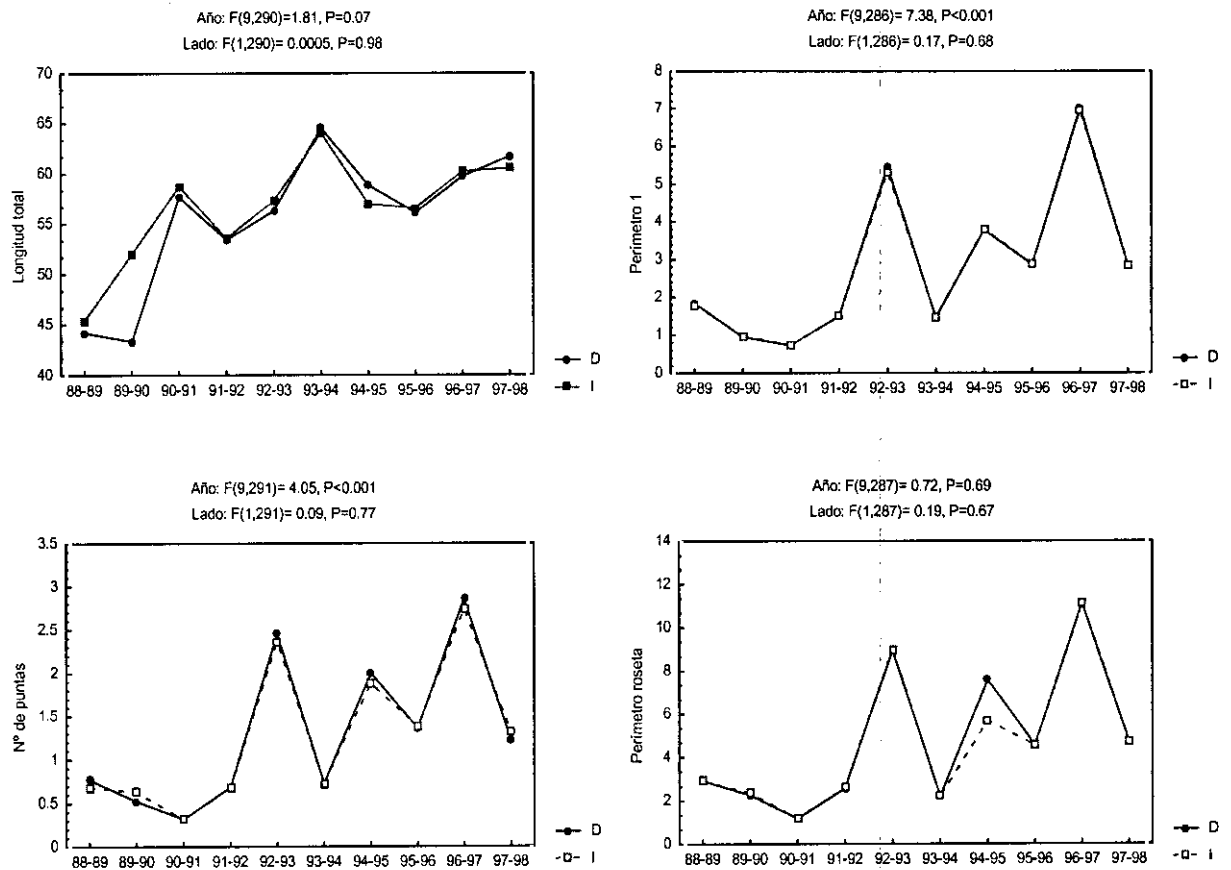


Figura 5. Variación interanual en los valores medios de las medidas de las cuernas de machos de ciervo selectivos (entre 3 y 12 años) en Quintos de Mora (temporadas de caza desde el invierno de 1988-1989 al 1997-1998). La interacción Año x Lado en ningún caso fue significativa. Resultados de regresión lineal con años ($n=10$): LT, $r=0,70$, $R^2=0,51$, $p=0,02$; NP, $r=0,63$, $R^2=0,40$, $p=0,05$; P.roseta, $r=0,66$, $R^2=0,43$, $p=0,04$.

10.3.2.2. Variación interanual de la condición corporal de las hembras y de machos selectivos

Los tamaños de muestra, valores medios y desviaciones estándar de los índices de condición corporal se muestran en los Apéndices 4 y 5. No se encontraron diferencias significativas interanuales en el peso de los machos selectivos ($F_{9,143}=1,44$, $p=0,18$), pero sí en el de las hembras ($F_{9,510}=8,78$, $p<0,001$), así como entre sexos (ANOVA 2 factores: Sexo, $F_{1,653}=202,75$, $p<0,001$; Año x Sexo $F_{9,653}=2,77$, $p=0,003$). Se observó una tendencia ascendente en los machos, más acusada entre las temporadas 91-92 a 93-94 ($r=0,57$, $p=0,09$). En las hembras, la tendencia fue ligeramente descendente, dándose los valores

más elevados en la temporada 88-89 y desde el 90-91 al 94-95 (Fig. 6, test de Tukey, $p < 0,05$; $r = -0,51$, $p = 0,14$).

El índice de grasa perirrenal reflejó diferencias significativas entre años en ambos sexos (M: $F_{9,135} = 6,58$, $p < 0,001$; H: $F_{9,472} = 20,22$, $p < 0,001$), y entre sexos (Fig. 7, Sexo, $F_{1,607} = 12,70$, $p < 0,001$; Año x Sexo, $F_{9,607} = 1,54$, $p = 0,13$). Así como el peso del cuerpo fue mayor en machos que en hembras, el índice de grasa en el riñón fue, en general, superior en las hembras. En ambos sexos se registró un máximo en la temporada 91-92 y un descenso hasta el 95-96, con un ligero aumento posterior (test de Tukey, $p < 0,05$). El número de cuerpos lúteos fluctuó entre años, con un descenso marcado en la temporada 92-93, pero las diferencias no llegaron a ser significativas (Fig. 8, $F_{9,504} = 1,15$, $p = 0,33$).

No hubo correlación entre el peso y el índice de grasa perirrenal en ninguno de los dos sexos (M: $r = 0,43$, $p = 0,22$; H: $r = 0,16$, $p = 0,65$). Tampoco se encontró asociación de estas dos variables con el número de cuerpos lúteos en las hembras (PT-CL, $r = 0,47$, $p = 0,17$; IGR-CL, $r = 0,20$, $p = 0,46$). Las hembras con cuerpos lúteos tuvieron mayor peso que las hembras en las que no se encontraron, pero la diferencia no llegó a ser significativa ($z = 1,80$, $p = 0,07$).

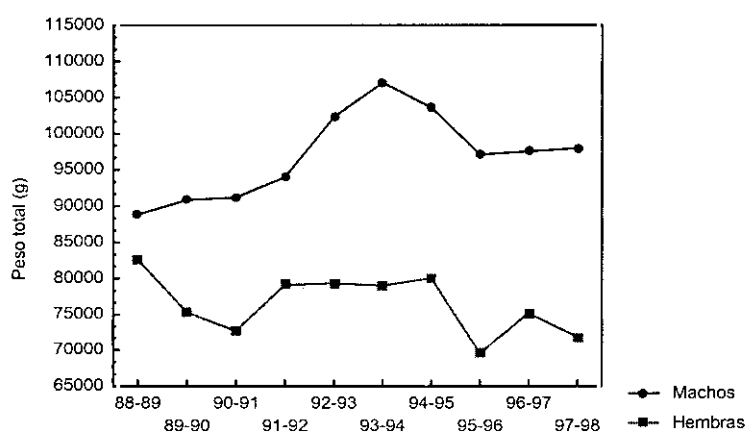


Figura 6. Variación interanual del peso medio de hembras y machos selectivos en Quintos de Mora durante las temporadas de caza 1988/1989 - 1997/1998). Los valores medios se calcularon a partir de una selección de individuos que permitió equirrepartir las edades de hembras (5-12 años) y de machos (3-12 años) de modo similar entre años (ver métodos).

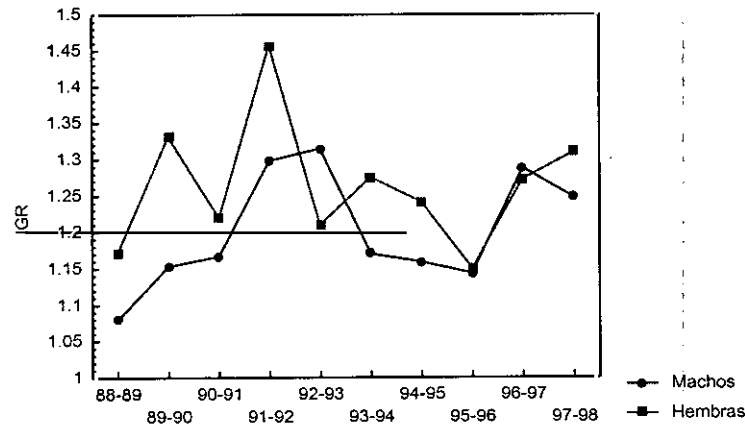


Figura 7. Variación del índice de grasa perirrenal (IGR) entre años y entre sexos (hembras entre 5 y 12 años y machos selectivos entre 3 y 12 años), en Quintos de Mora durante las temporadas de caza señaladas. El índice de grasa perirrenal fue expresado como (peso riñón + peso grasa riñón)/peso riñón. Valores medios obtenidos con equirrepartición de edades (ver métodos).

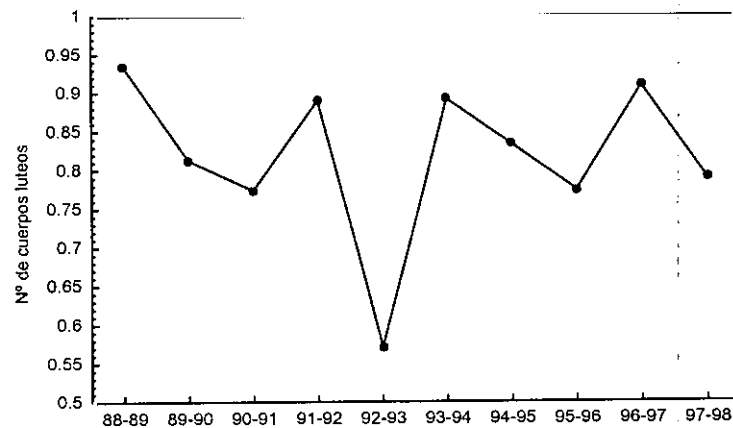


Figura 8. Número medio de cuerpos lúteos por ovario en hembras de ciervo (de 5 a 12 años) en Quintos de Mora (inviernos 1988-1989 al 1997-1998).

10.3.3. Relaciones entre condición corporal, demografía y condiciones ambientales

10.3.3.1. Influencia de la densidad, sex-ratio y condiciones ambientales sobre los desmognes

Los modelos de regresión por pasos explicaron solamente la variación interanual de dos medidas, la longitud total de la cuerna (LT) y el nº de puntas (NP), ambas dependientes de

la sex-ratio. Ello sugiere que cuanto mayor es la proporción de machos en la población, es decir, cuanto más se aproxima la sex-ratio a 1:1, más grandes son las cuernas (Tabla 2, LT: $r=0,86$, $F_{1,7}=20,55$, $p=0,003$; NP: $r=0,84$, $F_{1,7}=17,60$ $p=0,004$). Ni la densidad, ni las variables climáticas entraron en el modelo, pero la regresión lineal entre LT y NP con la densidad fue significativa o casi significativa, respectivamente (LT-D: $r=-0,67$, $p=0,05$; NP-D: $r=-0,64$, $p=0,06$; ambas $n=9$), indicando cuernas mayores a medida que la densidad descendía.

Variable		B	DE	B *	t	P	R ²
LT	Intercepto	1,72	0,03		67,49	0,001	
	Sex-ratio	0,15	0,03	0,86	4,53	0,003	0,74
NP	Intercepto	0,67	0,01		50,62	0,001	
	Sex-ratio	0,07	0,02	0,85	4,20	0,004	0,71

* Valor estandarizado

Tabla 2. Regresiones por pasos entre las variables de condición corporal de los machos de ciervo (medidas de los desmognes) y diversas variables demográficas y climáticas en Q. Mora. Solo se han incluido las variables de las cuernas para las que el modelo de regresión por pasos incluía alguna variable independiente (LT: longitud total de la cuerna, NP= n° de puntas). La densidad (ind/100ha), la temperatura media y la precipitación no entraron en los modelos. Los valores de sex-ratio corresponden al período 1987-1998.

10.3.3.2. *Influencia de la densidad, sex-ratio y características ambientales sobre la condición corporal de las hembras*

Ni la densidad y ni la sex-ratio entraron en los modelos de regresión por pasos efectuados para cada período ambiental (Tabla 3). El peso de las hembras estuvo influido por la temperatura media anual (de septiembre a septiembre (s-s): $r=-0,85$, $F_{1,5}=13,84$, $p<0,01$) y, sobre todo, por la temperatura media del período de otoño e invierno (septiembre a marzo (s-m): $r=-0,89$, $F_{1,7}=26,61$, $p<0,001$). En el caso de las hembras no preñadas, su peso también estuvo influido por la temperatura de septiembre a marzo ($r=-0,81$, $F_{1,5}=0,85$, $p<0,03$), mientras que en las preñadas se observó también cierta influencia de la temperatura media del período de primavera a verano (abril a septiembre: a-s), aunque no

significativa (s-s: $r=-0,93$, $F_{1,5}=30,24$, $p<0,003$; s-m: $r=-0,97$, $F_{2,5}=47,06$, $p<0,001$; a-s: $r=-0,68$, $F_{1,6}=5,16$, $p=0,06$).

Variable		B	DE	B *	t	P	R ²
Peso Total	Intercepto	5,29	0,08		66,82	0,001	
	T ^a s-m	-0,35	0,07	-0,89	-5,16	0,001	0,79
Peso CL=0	Intercepto	5,40	0,18		30,42	0,001	
	T ^a s-m	-0,48	0,15	-0,81	-3,14	0,03	0,66
Peso CL=1	Intercepto	5,13	0,03		167,26	0,001	
	T ^a s-m	-0,15	0,03	-0,59	-5,26	0,003	0,71
	P s-m	-0,03	0,005	-0,55	-4,90	0,004	0,95

* Valor estandarizado

Tabla 3. Análisis de regresión por pasos entre las variables de condición corporal de las hembras de ciervo, los parámetros demográficos (D y S-R) y las variables ambientales en Q. Mora. Como variables ambientales se consideraron la temperatura media (T^a) y la precipitación (P) de septiembre a marzo (s-m), abril a septiembre (a-s) y septiembre a septiembre (s-s) previos a la temporada de caza. Las variables de condición corporal fueron: el peso medio total, el peso medio de las hembras no preñadas (CL=0) y el de las hembras preñadas (CL=1). Los análisis se hicieron para cada período ambiental. Solo se han incluido las variables de condición corporal para las que el modelo de regresión por pasos incluía alguna variable independiente. La densidad (ind/100ha) y la sex-ratio, utilizadas también como variables independientes, no entraron en los modelos. Los datos corresponden a las temporadas cinegéticas del 88-89 al 97-98.

10.3.3.3. Influencia de la densidad, sex-ratio y características ambientales sobre la condición corporal de los machos selectivos

Ninguna variable contribuyó a explicar de forma significativa la variación interanual del peso de estos animales; no obstante, el modelo de regresión por pasos incluyó la sex-ratio (Tabla 4, $r=0,66$, $F_{1,7}=5,29$, $p=0,06$), al igual que en el caso de los desmogues. La variación en el índice de grasa perirrenal (IGR) fue explicada por la densidad ($r=0,84$, $F_{1,6}=14,62$, $p=0,009$), cuyo incremento produjo un descenso en la cantidad de grasa perirrenal. Por su parte, las cuernas eran mayores cuando aumentaba la temperatura media invernal (s-m) y la sex-ratio se aproximaba a 1:1, como se vio también con los desmogues (LT: $r=0,84$, $F_{1,6}=13,92$, $p=0,01$; Proseta: $r=0,97$, $F_{2,5}=46,40$, $p=0,001$). En todo caso, las medidas de las cuernas se correlacionaron con el peso, de manera que éste explicaba el 60%, 56% y 40% del n° de puntas, longitud total y perímetro de la roseta, respectivamente. La regresión

lineal entre el perímetro de la roseta y la densidad fue casi significativa ($R^2=0,41$, $r=-0,64$, $p=0,06$, $n=9$), mientras que con las otras medidas estudiadas fue menor.

	Variable	B	DE	B *	t	P	R ²
Peso Total	Intercepto	5,00	0,01		438,9	0,001	
	Sex-ratio	0,14	0,06	0,66	2,30	0,06	0,43
IGR	Intercepto	-0,13	0,05		-2,33	0,06	
	Dens	-0,47	0,12	-0,84	-3,82	0,009	0,71
LT	Intercepto	1,78	0,01		127,64	0,001	
	Sex-ratio	0,28	0,07	0,84	3,73	0,01	0,70
Proseta	Intercepto	0,60	0,06		9,33	0,001	
	T ^a s-m	0,53	0,06	1,18	9,40	0,001	0,41
	Sex-ratio	0,31	0,04	0,92	7,29	0,001	0,95

* Valor estandarizado

Tabla 4. Análisis de regresión por pasos entre las variables de condición corporal de los machos selectivos de ciervo y la densidad (ind/100ha), sex-ratio y variables ambientales en Q. Mora. Como variables ambientales se consideraron la temperatura media (T^a) y la precipitación de los períodos septiembre a marzo (s-m), abril a septiembre (a-s) y septiembre a septiembre (s-s) previos a la temporada de caza. Las variables de condición corporal fueron: el peso medio total, el índice de grasa perirrenal (IGR), la longitud total de la cuerna (LT), el número de puntas (NP) y el perímetro de la roseta. Los análisis se hicieron para cada período ambiental. Solo se han incluido las variables de condición corporal para las que el modelo de regresión por pasos incluía alguna variable independiente. Los datos corresponden a las temporadas cinegéticas del 88-89 al 97-98.

10.3.3.4. *Influencia de la condición corporal, demografía y características ambientales en la reproducción*

No se encontró ninguna correlación significativa entre las variables estudiadas y la fecundidad (nº de cuerpos lúteos). Sin embargo, la natalidad se asoció con la calidad de los machos, medida por el número de puntas de los desmognes, y con la sex-ratio (Tabla 5, $r=0,87$, $F_{2,7}=10,78$, $p=0,007$). El número de crías nacidas por hembra adulta fue mayor cuanto mayor eran las cuernas de los machos y menor la proporción de éstos en la población. La condición corporal de las hembras no influyó significativamente en la tasa de natalidad.

	Variable	B	SE	B *	t	P	R ²
T. natalidad	Intercepto	-1,44	0,25		-5,68	0,001	
	NP desmog.	1,50	0,35	0,83	4,28	0,004	0,48
	Sex-ratio	-0,24	0,08	-0,54	-2,80	0,03	0,75

* Valor estandarizado

Tabla 5. Relaciones entre la tasa de natalidad, la calidad de los machos medida por el número de puntas de los desmognes y la sex-ratio de la población, en Quintos de Mora (1988-1998).

10.4. Discusión

10.4.1. Efectos del manejo de población

Las extracciones de individuos, como consecuencia de la ordenación cinegética de una finca, modifican, por lo general, la dinámica natural de cualquier población silvestre. Cambian las tasas de mortalidad y/o emigración, y ello incide en la densidad, la distribución de edades y en la sex-ratio cuando las extracciones no son simétricas entre ambos sexos (Clutton-Brock *et al.* 1982). Dicha perturbación se manifiesta de forma especialmente acusada en animales poligínicos, como es el caso del ciervo, dado que estas especies presentan importantes diferencias en su ecología y conducta entre sexos y, en general, entre tipos de individuos, y con una organización social compleja jerarquizada (Selander 1966, Moors 1980, Oakes *et al.* 1992, Forsyth 1999). Por ejemplo, cambios intrapoblacionales que afecten a los rangos de dominancia derivan en cambios en el uso del hábitat y, a su vez, en diferencias entre las crías por el acceso a los pastos (Kojola 1989), así como en cambios en la configuración de los harenes durante el celo y la distribución de éstos, influyendo todo ello en la eficacia reproductiva. En este sentido, Clutton-Brock *et al.* (1979), Gibson y Guinness (1980) y Bobek *et al.* (1990), entre otros autores, observaron que el tamaño del harén reunido por un macho era el resultado de su rango social y capacidad de lucha, y estaba relacionado con su peso y tamaño, que afectaban de este modo al éxito reproductivo del macho, es decir, al número de hembras fertilizadas. El manejo de población puede alterar esta relación dependiendo de la magnitud y composición de los cupos de extracción, de manera que favoreciendo el número y

crecimiento de los machos, o bien, la densidad de hembras, permite modificar la estrategia reproductiva y el uso del hábitat, de acuerdo con el objetivo deseado (Forsyth 1999).

En Quintos de Mora no se han cumplido los Planes Técnicos de Caza elaborados entre 1986 y 1998 con la finalidad de reducir la densidad e igualar la sex-ratio de la población de ciervos, a pesar de los esfuerzos técnicos. Después de doce años, la densidad es superior a la de 1986 y la sex-ratio, que llegó a equilibrarse, se encuentra en la proporción inicial, a favor de las hembras. Las extracciones totales y por tipos de individuos han fluctuado durante el período de estudio; se redujeron en las temporadas 89-90, 92-93 y 96-97, mientras que se incrementaron en la temporada 90-91 y entre el 93 y el 96. Las capturas de animales vivos fueron reduciéndose progresivamente al potenciarse la modalidad de caza selectiva, ya que el incremento del número de días de caza producía una pérdida de rendimiento de la captura en vivo (ETI 1993). Pero con independencia del método de captura, los cupos de extracción no se han alcanzado ni en cantidad total ni por sexos, lo que explica la ausencia de una clara tendencia en las variaciones de los parámetros demográficos a lo largo de los años considerados. A pesar de ello, el incremento de la extracción de hembras se tradujo en un descenso de la densidad de individuos y en un aumento de la sex-ratio, tal y como pudo observarse en los períodos 90-92 y 93-96, cuando el manejo de la población fue más estable. En estas mismas condiciones, la tasa de natalidad tendió a disminuir, posiblemente, como consecuencia de la extracción de las hembras más productivas de acuerdo con los datos disponibles (ETI 1993), según los cuales la mayor parte de las hembras cazadas estuvieron comprendidas entre los dos y los nueve años de edad, correspondiendo a las tasas de fertilidad más altas. Estos mismos datos reflejan que en Q. Mora el 30% de las hembras entre 1 y 2 años y el 67% entre 2 y 3 años presentaban cuerpo lúteo, entre 3 y 10 años la fertilidad llegaba a ser del 91% y a partir de esta edad descendía a un 80%. Estos resultados concuerdan con los encontrados anteriormente por Clutton-Brock *et al.* (1982), quienes comprobaron que la fecundidad cambiaba con la edad y que era menor hasta los 3-4 años y a partir de los 13. Soriguer *et al.* (1994), en una revisión, ofrecen datos consistentes con los anteriores, indicando una relación general de las tasas de ovulación con el peso de las madres, si bien algunos autores han sugerido también la importancia de la acumulación de grasa en el cuerpo.

10.4.2. Patrones de cambio en la población

Las variaciones de los parámetros demográficos entre 1986 y 1998 se acompañaron de cambios en la condición corporal de los individuos, tal y como se ha encontrado en muchas otras poblaciones silvestres (Caughley 1971, Albon *et al.* 1986, Clutton-Brock *et al.* 1986, Shea *et al.* 1992, Kucera 1997). Clutton-Brock *et al.* (1982) concluyeron que de todos los cambios que se producían al aumentar la densidad de población, el más dramático fue la reducción de la longitud total de la cuerna de los machos jóvenes, equivalente a la reducción de los órganos sexuales secundarios observada en otros animales. En nuestro caso, los cambios más notorios también se manifestaron en la cuerna. Los resultados de este estudio han mostrado como al disminuir la densidad de individuos y aumentar la proporción de machos en la población, se incrementaba el tamaño de la cuerna. Dicho incremento se manifestaba tanto en el global de machos de la población, como en los clasificados como selectivos, precisamente por disponer de una cuerna de baja armonía y porte (Lotze 1968, Chabaud 1975), de manera que la calidad de éstos también mejoraba.

Pero a los cambios demográficos también responden otros índices de condición corporal (Kie 1988), habiéndose encontrado varias combinaciones de correlaciones entre el tamaño de población, diversas variables morfológicas y el éxito reproductivo (peso del cuerpo y tamaño de población: Clutton-Brock *et al.* 1982; éxito reproductivo, peso del cuerpo y peso u otras variables de la cuerna: Huxley 1926, Clutton-Brock *et al.* 1979, Mitchell y McCowan 1986, Bartos *et al.* 1987, Bartos *et al.* 1988, Clutton-Brock *et al.* 1988) o la dominancia social (Suttie 1979) en ungulados y otros mamíferos (Loft 1979). Este último investigador demostró una correlación directa entre el peso del cuerpo y la dominancia social, observando que los machos de ciervo que más crecían en su primer año de vida eran a los seis años los de mejor cuerna y éxito reproductivo. Así pues, el crecimiento es de importancia primordial para los machos (Myers 1978) y es uno de los principales factores asociados al dimorfismo sexual en esta y otras especies. Clutton-Brock *et al.* (1982) señalaron este hecho y compararon los procesos fisiológicos implicados en el crecimiento de machos y hembras. Basándose en los resultados de Suttie (1981) acerca de que los

machos con más peso tendían a tener más éxito en el acceso a las hembras, y por ello debían crecer tanto y tan rápido como fuera posible, comprobaron que los machos jóvenes crecían más rápido que las hembras a expensas de un descenso acelerado de la grasa del cuerpo. La grasa constituye un seguro ante el déficit trófico invernal, pero los machos incrementan su tasa de crecimiento a partir de la ingesta nutritiva que en las hembras termina por depositarse como grasa (véase también a este respecto Verme y Ozoga 1980). La elevada exigencia de proteínas hace que en los machos la desnutrición se manifieste, a diferencia de las hembras, en el tamaño. En este estudio, al disminuir la densidad y aumentar la proporción de machos en la población, aumentaba paralelamente el peso del cuerpo (no de forma significativa) y, sobre todo, el índice de grasa perirrenal de los machos selectivos. Estos mostraron en general menor cantidad de grasa que las hembras, pero precisamente los dos años en los que el valor medio de grasa en los machos superó al de las hembras (temporadas 92-93 y 96-97) coincidió con las mínimas densidades de individuos (años 92 y 96). Tanto machos como hembras perdieron peso y grasa desde agosto hasta comienzos de la primavera siguiente, en que se inició su recuperación (Apéndice 1), coincidiendo con los resultados de Clutton-Brock *et al.* (1982) en latitudes más septentrionales. De manera que los resultados encontrados en las hembras y machos selectivos de este estudio se corresponden con el momento del año en que los animales presentan peor condición (Mitchell *et al.* 1976), como consecuencia de la menor ingesta y del enorme gasto energético ocurrido en la época del celo, así como de condiciones meteorológicas adversas (Kucera 1997).

El estatus social de las hembras también depende del peso y tamaño del cuerpo (Suttie 1981), habiéndose comprobado en renos una relación incluso mayor que con la edad (Kojola 1989). El que la madre tenga un alto rango social influye en la alimentación de sus crías, puesto que éstas pastan en los mismos lugares y repercute, posteriormente, en la pérdida de peso durante el invierno. Pero, además, las madres con mejor condición corporal producen crías de más peso (Mitchell y McCowan 1986) y un mayor número de crías (Albon *et al.* 1986). Clutton-Brock *et al.* (1982) estudiaron estos aspectos y los encontraron, junto con la fecha de nacimiento y la mortalidad de verano e invierno de las crías, relacionados con la densidad de población. Si bien, en este sentido, algunos autores

(Clutton-Brock *et al.* 1982, Albon *et al.* 1986, Clutton-Brock *et al.* 1987) obtuvieron relaciones entre la fecundidad, la condición corporal y el tamaño de la población, otros (Kucera 1997, Sand 1996) encontraron en *Odocoileus hemionus* y en *Alces alces*, respectivamente, que la fecundidad dependía más de la edad que del peso. Quizá por escasez de los datos manejados, o por el control de la edad en la muestra, no se encontró en este trabajo respuesta alguna de la fecundidad a los cambios registrados en la población entre 1986 y 1998.

Varios estudios han mostrado que la disponibilidad alimentaria tiene un fuerte efecto sobre el crecimiento de la cuerna (Huxley 1926, Anderson y Medin 1969, Bunnell 1978). A falta de estimas de la disponibilidad trófica, pueden buscarse relaciones con variables climáticas que inciden sobre la misma (Kucera 1997). En este estudio se utilizó la precipitación y la temperatura estacionales y no se encontró correlación entre éstas y el tamaño de la cuerna u otros índices de condición corporal de los machos, coincidiendo con Clutton-Brock *et al.* (1982). Tampoco Asleson *et al.* (1997) trabajando con *Odocoileus virginianus*, encontraron un efecto inmediato de la restricción alimentaria sobre el peso de los machos o su cuerna, si bien se produce sobre el peso y la grasa del cuerpo cuando la restricción va asociada al desgaste energético del celo (Lincoln 1971, Bobek *et al.* 1990). En Quintos de Mora esta correlación se encontró solo para las hembras, observándose un incremento del peso con inviernos más fríos y menos lluviosos. Conocido el efecto que tienen las condiciones climáticas sobre la calidad nutritiva de las plantas, así como sobre el período en que la comida de alta calidad está disponible (Kucera 1997), nuestros resultados sugieren que las hembras responden de forma inmediata a los cambios ambientales, de manera que son capaces de aprovechar con ventaja, con respecto a los machos, los incrementos en la productividad del medio, repercutiendo directamente en su condición corporal. Esta explicación es consistente con las estrategias alimentarias de machos, hembras y crías de ciervo (Alvarez y Ramos 1991, Carranza 1993), así como con los patrones de uso y selección de hábitat (véanse Capítulos 8 y 9) en el área de estudio. También Myers (1978) considera que las hembras se alimentan con más éxito que los machos en condiciones de limitación de recursos, y predice que cuando la limitación de recursos tróficos afecta a una serie de generaciones, se producen ajustes en la sex-ratio, incrementando el número de

hembras en poblaciones de especies sexualmente dimórficas, como es el caso del ciervo. Por el contrario, los machos mejoran su condición corporal cuando se producen cambios estructurales en la población que originan un incremento importante de la disponibilidad alimentaria. El incremento de la condición corporal de los machos optimiza la organización social, lo que favorece la inversión parental de los machos (San José 1988), de manera que los mejores machos producen más crías macho (Clutton-Brock *et al.* 1986), reforzando la proporción de este sexo en la población. Estas diferencias en las presiones de selección de machos y hembras son presumiblemente responsables de la amplia variedad de diferencias en morfología, fisiología y conducta que existen entre sexos (Clutton-Brock *et al.* 1988).

La mejora de la calidad de los machos en Quintos de Mora, medida por el aumento del número de puntas, se asoció, a su vez, a un incremento de la natalidad. Así pues, ésta pareció responder a la condición corporal de los machos, pero no a las condiciones meteorológicas, coincidiendo con Clutton-Brock *et al.* (1982). Ahora bien, como la extracción de hembras se produjo entre las clases de edad más fértiles, la natalidad descendía al disminuir la proporción de hembras en la población, efecto que podría ser eliminado estabilizando la población en unos niveles de densidad menores o aumentando la extracción de las hembras más jóvenes o muy viejas. Las hembras entre uno y dos años, además de ser menos fértiles (Clutton-Brock *et al.* 1982, Mitchell y McCowan 1986, ETI 1993), no ejercen un papel dominante en la manada (Carranza 1986), mientras que las hembras dominantes pueden llegar a producir un 10% más de crías que las subordinadas (Clutton-Brock *et al.* 1986). Valorar el rango social en caza selectiva es un ejercicio realmente difícil y en otras modalidades de caza imposible. Por otra parte, se sabe que las hembras con apariencia delgada han podido producir una cría macho el año anterior y pueden, incluso, volver a criar ese mismo año o al siguiente (Mitchell *et al.* 1976, Clutton-Brock *et al.* 1982). En consecuencia, Carranza (1991) recomienda eliminar grupos matrilineales completos como una forma aleatoria de reducir la presión sobre el hábitat y la densidad de población. No obstante, para que esta recomendación de buenos resultados es preciso distribuir correctamente las extracciones por el territorio, con arreglo a los patrones de selección de hábitat (véase Capítulo 8). En todo caso, la reducción de la densidad es

importante para disminuir la competencia por la comida y favorecer a los machos, más vulnerables al déficit alimentario que las hembras (Coulson *et al.* 1997).

10.4.3. La cuerna como indicador de la condición corporal

Se observó una simetría elevada entre ambos lados de la cuerna en los ciervos en Quintos de Mora, al igual que encontraron Soriguer *et al.* (1994) en la sierra norte de Sevilla. Dicha simetría se asoció a un desarrollo armónico de la cuerna, que se manifestó por la alta correlación entre las medidas y el peso de la misma. Solamente, la longitud de la segunda luchadera no se correlacionó con el resto de las variables, ni formó parte del vector que explicaba de forma sintética el crecimiento de la cuerna. Por su parte, el número de puntas, que tampoco formó parte de este vector, se correlacionó estrechamente con el peso de la cuerna y ha sido, junto con la longitud total, la variable que mejor ha respondido a los cambios de la sex-ratio y la densidad. Bartos *et al.* (1987) dedujeron que los mejores indicadores del rango social eran el perímetro de la roseta y la longitud total de la cuerna (entendida como la suma de las longitudes de todas las puntas) y que en los machos dominantes las puntas eran más numerosas y más largas. Sin embargo, Anderson y Medin (1969) concluyeron que la medida de condición más fiable para *Odocoileus hemionus* era el peso de la cuerna, encontrando, como en nuestro caso, una elevada simetría. Huxley (1926) pensaba que el número de puntas dependía principalmente del tamaño absoluto de la cuerna y éste era una función exponencial del peso del cuerpo, dependiente de la cantidad de reservas durante el período de crecimiento de la cuerna. En esta línea, Clutton-Brock (1982) opinaba que las relaciones encontradas por diferentes autores entre las medidas de la cuerna y la dominancia social, podían ser una consecuencia de la correlación entre el peso del cuerpo y el tamaño de la cuerna, siendo el primero el determinante del rango de dominancia. Los resultados del presente estudio no se ajustan completamente a esta explicación, pero no se pudo comparar el peso del cuerpo con el tamaño de la cuerna y cada una de las medidas, al no disponer de datos de peso de una muestra representativa de la población de machos.

A pesar de las fluctuaciones de la densidad, las cuernas de la población de machos experimentaron un incremento continuo entre 1986 y 1998, a diferencia del resto de los índices de condición corporal, que fluctuaron entre años. No obstante, se apreciaron algunas diferencias en la tendencia de las medidas, de manera que el peso de la cuerna y el número de puntas se diferenciaron del resto por la presencia de dos picos de crecimiento, en el 89 y en el 94, mientras que en el resto solo se apreció un máximo claro en el 94, correspondiente a cuernas formadas durante el 93, el cual podría deberse al efecto acumulado de las extracciones durante el período 90-92 y a cambios asociados de los parámetros demográficos, ya comentados. La persistencia de la mejora de la cuerna en los años posteriores, a pesar de la fluctuación de los parámetros demográficos, podría deberse al efecto persistente de años anteriores y/o al incremento del alimento suplementario que se produjo en los últimos años con las actividades de mejora de pastizales en la finca (San Miguel 1993, San Miguel 1995, Rodríguez Vigal y Pérez Castells 1997).

Dentro de la población de machos, el conjunto formado por los procedentes de la caza selectiva, que se corresponden con los machos de peor condición corporal, mostraron cuernas con un menor desarrollo armónico, dado que las correlaciones entre las medidas fueron claramente más bajas. Las variaciones en la longitud total fueron más similares a las de los desmogueos, mientras que el resto de variables mostraron oscilaciones más acentuadas, que pueden corresponderse también con los cambios de los parámetros demográficos y el aumento de comida suplementaria. De hecho, la longitud total y el perímetro de la roseta mejoraron con el incremento de la proporción de machos en la población y, solo para esta última, se encontró una correlación aceptable y negativa con la densidad. Pero de estos resultados destaca que un incremento de la temperatura invernal contribuyera a explicar la variación interanual del perímetro de la roseta, puesto que ha sido el único caso en que una variable morfológica de la cuerna se asoció a las condiciones climáticas. Sin descontar la posibilidad de que estas correlaciones sean espúreas, planteamos la hipótesis de que los machos selectivos, que pueden corresponder a machos subordinados, más desfavorecidos en el uso del hábitat y en la alimentación (Alvarez *et al.* 1991, Capítulo 9), sean más sensibles a las condiciones ambientales. En los machos selectivos no se encontró ningún modelo que explicara la variación en el número de puntas,

lo cual puede sugerir que por debajo de un umbral determinado de la condición corporal de los machos, el número de puntas no resulta un buen indicador de ésta. Posiblemente, la longitud total de la cuerna sea la medida más consistente, de acuerdo con los resultados de Bunnell (1980) y Fandos *et al.* (1989) los cuales consideraron ésta la estima más precisa del peso del cuerpo trabajando independientemente con *Ovis dalli dalli* y *Oreamnos americanus* en Yukon y con Cabra ibérica en España, respectivamente.

Bibliografía

- AESLESON, M. A., HELLGREN, E. C. y VARNER, L. W. 1997. Effects of seasonal protein restriction on antlerogenesis and body mass in adult male white tailed deer. *J. Wildlife Manage.*, 61: 1098-1107.
- ALBON, S. D., MITCHELL, B., HUBY, B. J. y BROWN, D. 1986. Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool.*, 209: 447-460.
- ALBON, S. D., MITCHELL, B. y STAINES, B. W. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *J. Anim. Ecol.*, 52: 969-980.
- ALVAREZ, G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecologia*, 2: 233-249.
- ALVAREZ, G. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama* y *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecologia*, 4: 159-169.
- ALVAREZ, G. y RAMOS, J. 1991. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo. *Doñana, Acta Vert.*, 18: 63-99.
- ALVAREZ, G., MARTÍNEZ, T., MARTÍNEZ, E. 1991. Winter diet of red deer stag (*Cervus elaphus* L.) and its relationship to morphology and habitat in Central Spain. *Folia Zool.*, 49: 117-130.
- ANDERSON, A. E. y MEDIN, D. E. 1969. Antler morphometry in a Colorado mule deer population. *J. Wildlife Manage.*, 33: 520-533.

- ARANDA, Y. 1995. *Estudio de una población de ciervos (Cervus elaphus) y de su interacción con el medio en un ecosistema mediterráneo*. Tesis doctoral. Universidad Complutense.
- BARTOS, L., PERNER, V. y LOSOS, S. 1988. Red deer stag rank position, body weight and antler growth. *Acta Theriol.*, 33: 209-217.
- BARTOS, L., PERNER, V. y PROCHÁZKA, B. 1987. On the relationship between social rank during the velvet period and antler parameters in a growing red deer stag. *Acta Theriol.*, 32: 403-412.
- BOBEK, B., PERZANOWSKI, K. y WEINER, J. 1990. Energy expenditure for reproduction in male red deer. *J. Mammal*, 71: 230-232.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. y LAAKE, J. L. 1993. *Distance sampling. Estimation abundance of biological populations*. Chapman & Hall. London.
- BUNNELL, F. L. 1978. Horn growth and population quality in dall sheep. *J. Wildlife Manage.* 42: 764-775.
- BUNNELL, F. L. 1980. Weight estimation of dall's sheep and mountain goats. *Wildlife Soc. Bull.*, 8: 291-297.
- CARRANZA, J. 1986. Configuración espacial de los grupos mixtos en el Ciervo (*Cervus elaphus* L.) durante el período de celo. *Misc. Zool.*, 10: 347-352.
- CARRANZA, J. 1991. Caza mayor, características de las especies y dinámica de las poblaciones: Ciervo. Pp: 69-84, en: Fuentes, A., Pajuelo, L. y Sánchez, I. *Manual de ordenación y gestión cinegética*. IFEMA. Badajoz.
- CARRANZA, J. 1993. Introducción a la ecología y comportamiento del ciervo en el hábitat mediterráneo. En: Arenas Casas, A. y Perea Remujo, A. *El Ciervo en Sierra Morena*. Serv. Publ. Fac Veterinaria. Univ. Córdoba.
- CAUGHLEY, G. 1971. Demography, fat reserves and body size of a population of red deer *Cervus elaphus* in New Zealand. *Mammalia*, 35: 369-383.
- CHABAUD, A. 1975. *Le tir sélectif du grand gibier*. Crépin-Leblond. Paris.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1982. The function of antlers. *Behaviour*, 79: 108-125.

- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D., GIBSON, R. M. y GUINNESS, F. E. 1979. The logical stag: adaptative aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.*, 27: 211-225.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D. Y GUINNES, F. E. 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.*, 34: 460-471.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D. Y GUINNES, F. E. 1987. Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.*, 56: 857-871.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D. y GUINNESS, F. E. 1988. Reproductive success in male and female red deer. Pp: 325-343, en: Clutton-Brock, T. H. (ed.). *Reproductive succes. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Univ. Chicago Press.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. y ALBON, S. D. 1982. *Red deer, behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- COULSON, T., ALBON, S., GUINNESS, F. PEMBERTON, J. y CLUTTON-BROCK, T. H. 1997. Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology*, 78: 852-863.
- EBERHARDT, L. E., EBERHARDT, L. L., TILLER, B. L. y CADWELL, L. L. 1996. Growth of an isolated elk population. *J. Wildlife Manage.* 60: 369-373.
- ETI (Estudios Territoriales Integrados) 1993. *Datos básicos para la elaboración de un plan de gestión del Ciervo (Cervus elaphus) en los Quintos de Mora (Los Yébenes-Toledo)*. ICONA. Informe inédito.
- FANDOS, P. 1986. *Aspectos ecológicos de la población de cabra montés (Capra pyrenaica Schinz, 1838) en las sierras de Cazorla y Segura (Jaén)*. Tesis doctoral. Univ. Complutense.
- FANDOS, P. 1989. Reproductive strategies in female Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *J. Zool.*, 218: 339-343.
- FANDOS, P. y VIGAL, C. R. 1988. Body weight and horn length in relation to age of the Spanish wild goat. *Acta Theriol.*, 33: 339-344.



- FANDOS, P., VIGAL, C. R. y FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J. M. 1989. Weight estimation of Spanish ibex, *Capra pyrenaica*, and Chamois, *Rupicapra rupicapra* (Mammalia, Bovidae). *Z. Säugetierkd.*, 54: 239-242.
- FORSYTH, D. M. 1999. Long-term harvesting and male migration in a New Zealand population of Himalayan tahr *Hemitragus jemlahicus*. *J. Appl. Ecol.*, 36: 351-362.
- GAILLARD, J. M., BOUTIN, J. M., DELORME, D., VAN LAERE, G., DUNCAN, P., LEBRETON, J. D. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia*, 112: 502-513.
- GAILLARD, J. M., DELORME, D., BOUTIN, J. M., VAN LAERE, G. y BOISAUBERT, B. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in two contrasting populations. *J. Wildlife Manage.*, 60: 29-36.
- GIBSON, R. M. y GUINNESS, F. E. 1980. Differential reproduction among red deer (*Cervus elaphus*) stags on Rhum. *J. Anim. Ecol.*, 49: 199-208.
- GUINNESS, F. E., CLUTTON-BROCK, T. H. y ALBON, S. D. 1978. Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *J. Anim. Ecol.*, 47: 817-832.
- HUXLEY, J. S. 1926. The annual increment of the antlers of the red deer (*Cervus elaphus*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 67: 1021-1036.
- JOHNS, P. E., SMITH, M. H. y CHESSER, R. K. 1984. Annual cycles of the kidney fat index in a southeastern white-tailed deer herd. *J. Wildlife Manage.* 48: 969-973.
- KIE, J. G. 1988. Performance in wild ungulates: measuring population density and condition of individuals. *Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. General Technical report PSW-106*. California.
- KIE, J. G., WHITE, M. y DRAWE, L. 1983. Condition parameters of white tailed deer in Texas. *J. Wildlife Manage.* 47: 583-594.
- KOJOLA, I. 1989. Mother's dominance status and differential investment in reindeer calves. *Anim. Behav.*, 38: 177-185.
- KUCERA, T. E. 1997. Fecal indicators, diet, and population parameters in mule deer. *J. Wildlife Manage.*, 61: 550-560.
- LINCOLN, G. A. 1971. The seasonal reproductive changes in the red deer stag (*Cervus elaphus*). *J. Zool.*, 163: 105-123.

- LOFT, D. F. 1979. Dominance relations and breeding rate in mature male american bison. *Z. Tierpsychol.*, 49: 418-432.
- LOISON, A., LANGUATN, R. y SOLBERG, E. J. 1999. Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography*, 22: 20-30.
- LOTZE, K. 1968. *Comment juger un cerf*. Gerfaut Club Paris.
- MARQUÉS DE LAULA, 1987. *Fórmulas oficiales de homologación de los trofeos de caza*. ICONA.
- McCULLOUGH, D. R. 1994. What do herd composition counts tell us ?. *Wildlife Soc Bull.*, 22: 295-300.
- McCULLOUGH, D. R. 1996. Spatially structured populations and harvest theory. *J. Wildlife Manage.*, 60: 1-9.
- MITCHELL, B. 1971. The weights of new-born to one-day-old Red deer calves in Scottish moorland habitats. *J. Zool.*, 164: 250-254.
- MITCHELL, B. y LINCOLN, G. A. 1973. Conception dates in relation to age and condition in two populations of Red deer in Scotland. *J. Zool.*, 171: 141-152.
- MITCHELL, B. y McCOWAN, D. 1986. Performance and population dynamics in relation to management of red deer, *Cervus elaphus*, at Glenfeshie, Inverness-shire, Scotland. *Biol. Conserv.*, 37: 237-267.
- MITCHELL, B., McCOWAN, D. y NICHOLSON, J. A. 1976. Annual cycles of body weight and condition in Scottish Red deer, *Cervus elaphus*. *J. Zool.*, 180: 107-127.
- MOORS, P. J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. *Oikos* 34: 147-158.
- MYERS, J. H. 1978. Sex-ratio adjustment under food stress: maximization of quality or numbers os offspring?. *Am. Nat.*, 112: 381-387.
- OAKES, E. J., HARMSSEN, R. y EBERL, C. 1992. Sex, age, and seasonal differences in the diets and activity budgets of muskoxen (*Ovibos moschatus*). *Can. J. Zool.* 70: 605-616.
- POTVIN, F. y HUOT, J. 1983. Estimating carrying capacity of a white-tailed deer wintering area in Quebec. *J. Wildlife Manage.*, 47: 463-475.
- RAMOS, J. 1990. Plan Técnico de Caza del Coto Social Quintos de Mora. Informe inédito.
- RODRÍGUEZ VIGAL, C. y PÉREZ CASTELLS, R. 1997. *Plan Técnico de caza de Quintos de Mora*. Informe inédito.

- ROSE, K. E., CLUTTON-BROCK, T. H. y GUINNESS, F. E. 1998. Cohort variation in male survival and lifetime breeding success in red deer. *J. Anim. Ecol.*, 67: 979-986.
- SAETHER, B. E. y HAAGENRUD, H. 1983. Life history of the moose (*Alces alces*): fecundity rates in relation to age and carcass weight. *J. Mammal* 64: 226-232.
- SAND, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia*, 106: 212-220.
- SAN JOSÉ, C. 1988. *Estrategia reproductiva de las hembras de gamo (Dama dama L.)*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- SAN MIGUEL, A. 1993. *Caracterización de los sistemas silvopascícolas del monte "Los Quintos de Mora" y estudio de sus posibilidades de mejora para la caza mayor*. ICONA-Fundación General de la U.P.M. Informe inédito.
- SAN MIGUEL, A. 1995. *Ordenación de los pastizales naturales y artificiales de "Los Quintos de Mora" (Los Yébenes, Toledo) para la caza mayor*. Parques Nacionales-Dpto. Silvopascicultura (U.P.M.). Informe inédito.
- SELANDER, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68: 113-151.
- SHEA, S. M., BREAUULT, T. A. y RICHARDSON, M. L. 1992. Herd density and physical condition of white-tailed deer in Florida flatwoods. *J. Wildlife Manage.*, 56: 262-267.
- SINGER, F. J., HARTING, A., SYMONS, K. K. y COUGHENOUR, M. B. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *J. Wildlife Manage.*, 61: 12-25.
- SMITH, B. L., ROBBINS, R. L. y ANDERSON, S. H. 1997. Early development of supplementally fed, free-ranging elk. *J. Wildlife Manage.*, 61: 26-38.
- SORIGUER, R. C., FANDOS, P., BERNALDEZ, E. y DELIBES, J. R. 1994. *El Ciervo en Andalucía*. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía.
- SUTTIE, J. M. 1979. The effect of antler removal on dominance and fighting behaviour in farmed red deer stags. *J. Zool.*, 190: 217-224.
- SUTTIE, J. M. 1981. Body size: dominance relationships in red deer stag calves. *Anim. Behav.*, 31: 610-611.

- VELEZ FERNÁNDEZ, F. 1996. La actividad administrativa de policía: sus manifestaciones en materia de caza. Pp. 15-32, en: Colegio Oficial de Biólogos (ed). *Gestión y ordenación cinegética*. Junta de Andalucía.
- VERME, L. J. y OZOGA, J. J. 1980. Effects of diet on growth and lipogenesis in deer fawns. *J. Wildlife Manage.*, 44: 315-324.

Apéndice 1. Variación temporal de la sex ratio, la tasa de natalidad e índices de condición corporal a efectos metodológicos.

No se encontraron diferencias significativas en la sex ratio ni entre estaciones (ANOVA: $F_{3,77}=0,15$, $p=0,93$) ni áreas (ANOVA: $F_{1,77}=0,93$, $p=0,34$) en Quintos de Mora. No obstante, hay un aumento de esta tasa en primavera y verano en la raña, como consecuencia del incremento de las observaciones de machos y disminución de las de hembras (Fig. A1, véase el Capítulo 9). Así pues, en invierno y en otoño los valores de la sex-ratio fueron más homogéneos en el conjunto del territorio de estudio.

La tasa de natalidad difirió significativamente entre estaciones (Wilk's lambda=0,54, Rao's $\lambda_{4,60}=5,34$, $p<0,001$), pero no entre áreas ni hubo interacción entre ambos factores (Fig. A2). En primavera las crías del otoño anterior integraron la clase de edad siguiente y no se observaron nacimientos, pero a finales de agosto no se habían producido la totalidad de los mismos. Precisamente, los valores menores de la tasa calculada considerando las hembras de 2 años, se deben a un retraso de los partos con respecto a las hembras adultas (Fig. 12; ETI 1993). En consecuencia, sería preferible utilizar la tasa de natalidad basada solo en hembras adultas cuando se calcule en el otoño.

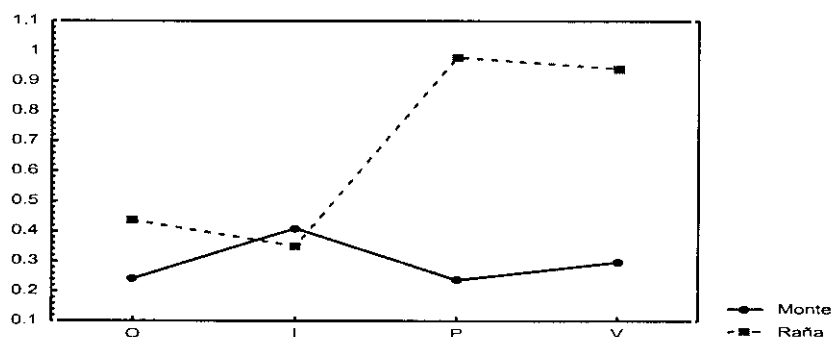


Figura A.1.1. Variación estacional de la sex ratio calculada como n° de machos/ n° de hembras, entre áreas en Quintos de Mora. Para el total de la finca los valores fueron (N , $\bar{x} \pm DE$): otoño (21, $0,32 \pm 0,26$), invierno (23, $0,38 \pm 0,52$), primavera (29, $0,64 \pm 2,46$) y verano (13, $0,74 \pm 1,99$).

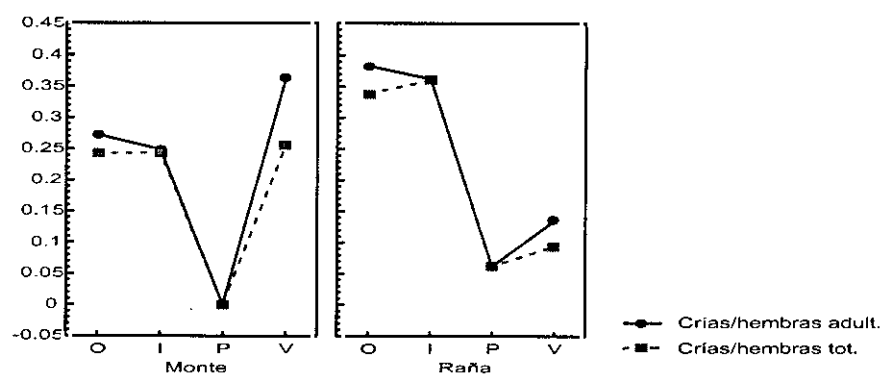


Figura A.1.2. Variación estacional y entre áreas de las tasas de natalidad en Quintos de Mora (1986-1987).

La evolución mensual del peso y del índice de grasa perirrenal (IGR) no varió entre sexos (Fig. A3). Los valores máximos de ambos índices de condición corporal se registraron en agosto. A partir de este mes se observó un descenso hasta los meses de invierno, comenzando la recuperación entre enero (peso) y marzo (IGR). La fecundidad incrementó durante el período central del celo y se mantuvo estable durante el invierno, observándose un incremento en los meses de marzo y abril (Fig. A3).

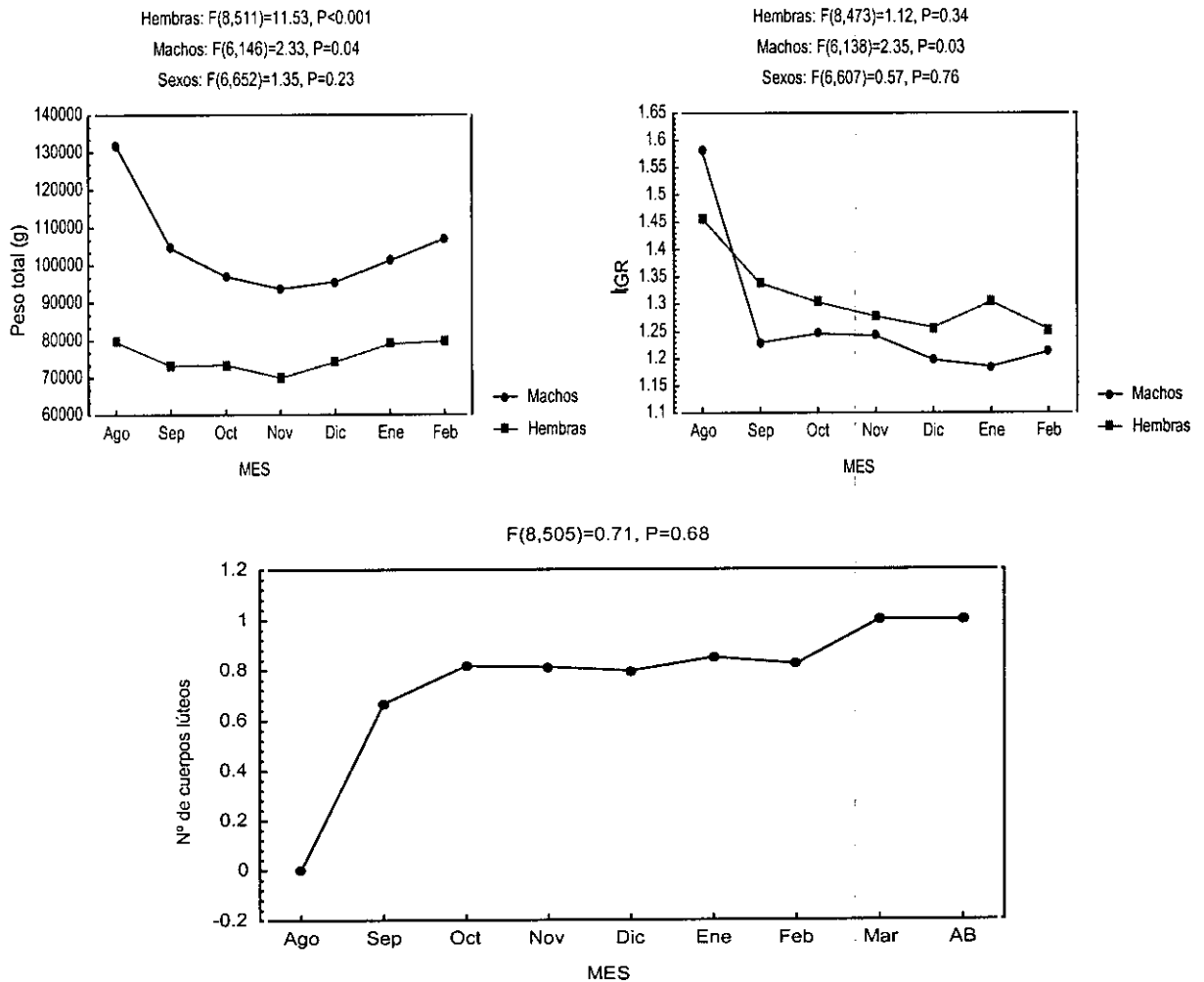


Fig. A.1.3.- Variaciones mensuales de los valores medios del peso y del índice de grasa en el riñón (IGR) de machos y hembras, y de cuerpos lúteos de hembras de ciervo en Quintos de Mora (invierno 1988-1989 a 1997-1998). En el peso e IGR solo se han incluido los meses para los que había datos de ambos sexos. En las hembras el peso incrementó a partir de febrero; el valor del peso de agosto indicó que, al menos, la mayor parte de las hembras habían parido. Los valores de IGR a partir de febrero indicaron un incremento paulatino; el valor de abril fue similar al de septiembre.

Apéndice 2. Valores de los parámetros demográficos de la población de ciervos de Quintos de Mora durante los años 1987-1998. Las estimas corresponden a mediados de septiembre, coincidiendo con la estima anual del tamaño poblacional. Densidad (ind/ha), IKA (ind/km), sex-ratio (N machos/N hembras), natalidad (N crías/N total de hembras).

Año	Densidad	IKA	Sex-ratio	Natalidad
1987	0,345	13,69	0,71	0,37
1988	0,456	13,51	0,38	0,50
1989	0,362	16,29	0,58	0,51
1990	0,381	11,51	0,73	0,45
1991	0,368	11,62	0,88	0,40
1992	0,298	5,74	0,94	0,44
1993	0,374	10,55	0,90	0,53
1994	0,374	13,23	0,73	0,50
1996	0,320	8,69	0,98	0,48
1997	0,358	12,41	0,68	0,46
1998	0,410	18,2	0,72	0,55

Apéndice 3. Tamaño de muestra (N) y medias y desviaciones estándar de los parámetros descriptivos de los desmognes recolectados en Quintos de Mora (primaveras de 1986-1998).
Se muestran los valores anuales y de la media de la serie de años.

	Peso		Longitud total		Luchadera 1		Luchadera 2		Punta central		Perímetro 1		Perímetro 2		P. roseta		N° de puntas	
	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$
1986	138	525,0 \pm 287,5	138	57,7 \pm 14,2	186	18,9 \pm 5,1			184	15,5 \pm 5,2	211	9,5 \pm 1,4	189	8,6 \pm 1,4	212	15,4 \pm 2,1	158	4,6 \pm 1,1
1987	128	489,6 \pm 234,5	129	58,0 \pm 13,6	132	17,8 \pm 6,3			116	17,6 \pm 5,1	135	9,8 \pm 1,8	122	8,7 \pm 1,8	139	15,1 \pm 2,2	139	4,5 \pm 1,0
1988	125	492,8 \pm 223,4	129	57,7 \pm 11,4	127	18,9 \pm 5,4	72	11,7 \pm 6,7	125	17,4 \pm 4,9	129	9,6 \pm 1,4	125	8,4 \pm 1,2	129	15,4 \pm 2,0	129	4,8 \pm 0,8
1989	153	702,8 \pm 340,7	153	62,7 \pm 12,6	147	19,9 \pm 5,9	85	11,6 \pm 6,8	152	18,5 \pm 4,8	153	9,9 \pm 1,4	152	8,9 \pm 1,3	153	15,9 \pm 2,1	153	5,3 \pm 1,1
1990	210	625,9 \pm 252,1	206	62,3 \pm 12,3	204	20,3 \pm 5,3	129	13,4 \pm 5,8	205	18,1 \pm 5,0	213	9,7 \pm 1,3	207	8,7 \pm 1,2	213	15,9 \pm 1,9	213	5,1 \pm 0,9
1991	217	650,8 \pm 251,1	215	63,5 \pm 11,7	215	21,3 \pm 6,2	141	14,5 \pm 7,1	217	19,4 \pm 5,0	219	10,0 \pm 1,3	218	8,9 \pm 1,2	219	16,3 \pm 1,8	219	5,1 \pm 1,0
1992	193	600,3 \pm 233,7	196	65,5 \pm 10,7	190	20,8 \pm 5,7	131	13,2 \pm 6,9	190	18,0 \pm 4,8	196	10,1 \pm 1,2	190	8,8 \pm 1,2	196	16,2 \pm 1,7	198	5,0 \pm 0,9
1993	347	802,9 \pm 323,0	344	68,9 \pm 11,9	341	21,7 \pm 5,9	234	15,2 \pm 7,2	336	19,4 \pm 4,9	347	10,6 \pm 1,3	343	9,6 \pm 1,3	347	16,6 \pm 2,0	347	5,3 \pm 1,0
1994	345	915,1 \pm 263,1	344	76,4 \pm 10,9	332	24,7 \pm 5,9	248	18,0 \pm 6,5	341	22,6 \pm 5,2	346	11,8 \pm 1,2	342	10,8 \pm 1,2	346	17,9 \pm 2,0	346	5,7 \pm 1,1
1995	485	806,6 \pm 273,7	482	70,6 \pm 11,9	471	23,0 \pm 5,8	321	16,2 \pm 6,5	469	19,9 \pm 5,0	485	11,0 \pm 1,3	479	10,0 \pm 1,3	485	17,0 \pm 1,9	485	5,5 \pm 1,0
1996	302	867,0 \pm 287,5	303	68,9 \pm 12,4	300	23,7 \pm 10,3	227	17,8 \pm 8,4	297	19,7 \pm 5,6	308	11,1 \pm 1,4	307	10,1 \pm 1,5	307	17,2 \pm 2,0	307	5,4 \pm 1,0
1997	375	928,3 \pm 393,8	396	68,9 \pm 13,0	411	22,8 \pm 8,9	270	16,1 \pm 9,4	402	18,6 \pm 5,1	413	11,1 \pm 1,4	410	10,5 \pm 5,8	413	17,2 \pm 2,0	411	5,5 \pm 1,1
1998	434	855,5 \pm 335,4	452	72,5 \pm 12,1	463	22,5 \pm 7,8	317	17,1 \pm 9,2	456	20,4 \pm 9,5	467	11,1 \pm 1,3	462	10,1 \pm 1,2	467	17,5 \pm 1,8	467	5,5 \pm 1,0
\bar{x}	3452	770,4 \pm 328,6	3487	67,9 \pm 13,2	351	21,9 \pm 7,2	217	15,8 \pm 7,9	349	19,3 \pm 6,0	362	10,7 \pm 1,5	3546	9,7 \pm 2,4	362	16,7 \pm 2,1	357	5,3 \pm 1,1

Apéndice 4. Tamaño de muestra (N) y medias y desviaciones estándar de los parámetros que caracterizan la condición corporal de las hembras de ciervo cazadas en 10 temporadas cinegéticas, en Quintos de Mora. Peso total (PT), índice de grasa perirrenal (IGR), número de cuerpos lúteos (CL), peso de las hembras sin cuerpos lúteos (P0) y con cuerpos lúteos (P1).

Año	PT		IGR		CL		P0		P1	
	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$
88-89	13	81346 \pm 8024	13	1,17 \pm 0,07	15	0,93 \pm 0,26	1	85500	11	80273 \pm 8272
89-90	14	74857 \pm 13108	13	1,33 \pm 0,20	16	0,81 \pm 0,40	2	62500 \pm 6364	12	76917 \pm 12923
90-91	188	72686 \pm 10220	182	1,22 \pm 0,10	190	0,77 \pm 0,49	49	65694 \pm 8532	137	75124 \pm 9636
91-92	126	79155 \pm 9923	119	1,46 \pm 0,29	127	0,89 \pm 0,36	16	73500 \pm 11437	109	79903 \pm 9474
92-93	9	79333 \pm 14925	4	1,21 \pm 0,15	6	0,67 \pm 0,52	2	69500 \pm 24749	4	78250 \pm 15945
93-94	37	79054 \pm 9375	35	1,28 \pm 0,15	37	0,89 \pm 0,39	5	71600 \pm 11261	32	80219 \pm 8680
94-95	29	79517 \pm 8659	26	1,24 \pm 0,13	30	0,83 \pm 0,53	7	81143 \pm 13656	22	79000 \pm 6747
95-96	67	69552 \pm 8110	60	1,15 \pm 0,08	62	0,77 \pm 0,46	15	65867 \pm 4121	47	70851 \pm 8590
96-97	10	75200 \pm 6613	8	1,27 \pm 0,21	11	0,91 \pm 0,30	0		10	75200 \pm 6613
97-98	18	69444 \pm 9519	16	1,31 \pm 0,21	19	0,79 \pm 0,63	6	65500 \pm 8826	11	72273 \pm 9561

Apéndice 5. Tamaño de muestra (N) y medias y desviaciones estándar de los parámetros que caracterizan la condición corporal de machos selectivos de ciervo cazados en 10 temporadas cinegéticas, en Quintos de Mora. Peso total (PT), índice de grasa perirrenal (IGR), longitud total de la cuerna (LT), número de puntas (NP) y perímetro de la roseta (P. roseta).

Año	PT		IGR		LT		NP		P. roseta	
	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$	N	$\bar{x} \pm DE$
88-89	5	88800 \pm 17659	5	1,08 \pm 0,03	5	45,40 \pm 8,62	5	3,00 \pm 2,00	5	12,90 \pm 2,36
89-90	3	90833 \pm 17538	3	1,15 \pm 0,03	3	52,00 \pm 2,00	3	4,00 \pm 1,73	3	15,00 \pm 1,00
90-91	16	91188 \pm 12671	16	1,17 \pm 0,06	16	58,75 \pm 15,61	16	4,06 \pm 1,34	16	15,53 \pm 2,40
91-92	30	94000 \pm 15796	29	1,30 \pm 0,15	29	52,91 \pm 13,84	29	3,68 \pm 1,26	28	14,55 \pm 2,29
92-93	13	102308 \pm 17066	13	1,31 \pm 0,15	13	57,31 \pm 12,45	13	4,00 \pm 0,58	13	15,23 \pm 2,02
93-94	6	107000 \pm 10119	5	1,17 \pm 0,06	6	64,00 \pm 14,38	6	5,33 \pm 1,21	6	16,16 \pm 3,43
94-95	22	103546 \pm 17157	19	1,16 \pm 0,07	23	58,04 \pm 19,74	23	4,43 \pm 1,50	21	13,83 \pm 3,73
95-96	25	95720 \pm 16873	23	1,14 \pm 0,05	28	56,54 \pm 15,04	28	4,67 \pm 0,98	28	15,46 \pm 2,23
96-97	24	97542 \pm 10954	23	1,29 \pm 0,12	22	60,23 \pm 15,12	23	4,04 \pm 1,26	23	16,43 \pm 2,23
97-98	8	98000 \pm 18299	8	1,25 \pm 0,06	8	60,50 \pm 14,80	8	4,63 \pm 0,74	8	16,56 \pm 1,88

Apéndice 6. Temperatura media (°C) y precipitación (mm) registradas en Quintos de Mora en los períodos y años indicados. Período anual: de septiembre a septiembre (s-s), período invernal: de septiembre a marzo (s-m), período de crecimiento de la cuerna: de marzo a julio (m-jl), período reproductor: de abril a septiembre (a-s). Los valores de 1984 a 1988 se han predicho por recta de regresión a partir de los datos de la estación de los Cortijos de Arriba (situada a 25km de Q. Mora).

Año	T s-s	P s-s	T s-m	P s-m	T m-jl	P m-jl	T a-s	P a-s
84-85					20,0	143	25,2	167
85-86	17,3	659	14,8	523	19,7	150	24,0	149
86-87	19,8	609	14,6	368	22,1	245	25,6	254
87-88	17,6	646	13,7	415	18,6	233	24,2	231
88-89	19,1	443	16,9	193	18,6	265	22,5	263
89-90	19,5	587	15,4	476	22,2	127	25,5	132
90-91	17,7	383	12,6	319	21,4	144	23,3	133
91-92	17,3	515	13,3	290	20,4	236	23,2	243
92-93	16,5	375	14,1	151	19,6	227	20,2	236
93-94	17,5	412	12,7	311	16,8	101	23,8	119
94-95	18,6	249	14,3	183	21,4	57	24,0	121
95-96	20,4	1474	15,0	1240	21,8	240	27,7	351
96-97	21,4	1599	18,6	1261	24,8	314	26,1	396
97-98		1625	17,1	1197		466		508

CONCLUSIONES

- La aplicación del transecto lineal para el censo de la población de ciervos de Quintos de Mora, permitió comprobar el axioma de que “la detectabilidad decrece cuando aumenta la distancia al observador” para cualquier tamaño de grupo y hábitat, pero este efecto disminuyó al incrementar el tamaño de grupo, y en mayor medida en los hábitats abiertos de la raña. Ello es debido a que a medida que disminuye la cobertura vegetal, especialmente del estrato de matorral, aumenta el número y el tamaño de las agregaciones, favoreciendo la detectabilidad. Como se suponía por la composición de hábitats, el área de estudio presentó una gran variabilidad en la detectabilidad de los individuos, que no se diferenció entre sexos y edades.
- La eficacia del transecto lineal como método de censo varió entre las tres especies de cérvidos estudiados en función de su comportamiento, distribución y tamaño de población. Tanto con distribuciones altamente contagiosas como a densidades muy bajas es preciso invertir un elevado esfuerzo, con el inconveniente añadido de aumentar la probabilidad de falta de independencia de las observaciones, si los transectos se repiten en días sucesivos. Cuando el número de individuos detectados es bajo (inferior a 30), los coeficientes de variación de las estimas son demasiado elevados para considerar éstas fiables. Si el número de individuos contados es excesivamente bajo, como en el caso del corzo o algunas clases de sexo y edad de las otras especies en el área de estudio, los programas TRANSECT y DISTANCE no pueden calcular las estimas, por lo que en estos casos es preferible acudir a otras técnicas de censo. La relación entre la densidad, obtenida por el método de distancia variable, y la abundancia de individuos, calculada por el IKA, es muy alta cuando se utiliza un volumen grande de datos procedente de un muestreo representativo de los hábitats del territorio. En estos casos el IKA resulta un método sencillo y práctico para efectuar comparaciones interanuales en el mismo área de estudio, así como para corregir valores de densidad desviados por un bajo tamaño de muestra.

- Los transectos lineales realizados en otoño de 1986 mediante la técnica de banda variable, recorridos a pie y analizados con el programa TRANSECT, mostraron unas densidades de 0,34 ind/ha de ciervo y 0,03 ind/ha de gamo. Los censos realizados en otoño del mismo año con la misma técnica, recorridos en vehículo y analizados con el programa DISTANCE, aportaron unas densidades de 0,28 ind/ha de ciervo, 0,05 ind/ha de gamo y 0,04 ind/ha de corzo. Las diferencias se deben fundamentalmente al procedimiento de análisis, que varió en función de los objetivos de cada censo. Así, en el primero se analizaron conjuntamente todos los datos, recogidos exclusivamente a última hora de la tarde, mientras que en el segundo, diseñado para el estudio del uso del espacio, el transecto fue la unidad de muestreo, de forma que la densidad se obtuvo como la media de las densidades de los transectos utilizados en el análisis y censados a lo largo del día. Para la estima robusta del tamaño de población es preferible utilizar el conjunto de datos obtenido del censo de todos los transectos a última hora del día, ya sea a pie o con vehículo.
- La estima de la densidad de otoño fue intermedia entre la obtenida en invierno y primavera-verano y más equilibrada por clases de individuos, debido probablemente a la distribución de individuos entre hábitats. En invierno las hembras se detectaron mejor que los machos como consecuencia de la formación de grandes grupos en la raña, lo que a su vez incrementó la probabilidad de error en el conteo de individuos, mientras que los machos más grandes tendieron a permanecer ocultos en el monte. En primavera y verano, la detectabilidad media de los individuos fue menor. Así mismo, en otoño y en invierno los valores de la sex-ratio fueron más homogéneos en el conjunto del territorio, dado que en primavera y verano incrementó la sex-ratio en la raña al disminuir el número de observaciones de hembras.
- La morfología de los excrementos varió entre especies y entre clases de individuos dentro de cada especie, y también con la variación del alimento y de las condiciones meteorológicas entre estaciones. Las variaciones morfológicas fueron más acentuadas entre estaciones que entre clases de población. Cambios en el contenido hídrico o en la materia

seca y la fibra del alimento ingerido, originaron cambios similares en los excrementos de cualquier tipo de individuo. Las formas más irregulares se encontraron en primavera.

- Las medidas de los excrementos que más contribuyeron a diferenciar las distintas clases de edad y sexo dentro de cada especie y entre especies, fueron la longitud total, la longitud sin punta, el diámetro mínimo del cuerpo del excremento y el diámetro máximo de su base. Las medias de las medidas se ordenaron en un gradiente que incrementaba con la edad y de hembras a machos.
- A medida que se incrementaba el número de clases de individuos comparadas, se precisaba un mayor número de medidas de los excrementos para efectuar la discriminación, al tiempo que disminuía el porcentaje de clasificación correcta. La identificación del ciervo y del gamo por edad y sexo, fue posible en el área y año de estudio, aunque se observó un amplio margen de error cuando no se seleccionaban los excrementos que correspondían con las morfologías centrales del intervalo de variación. Por ello, los porcentajes de clasificación correcta de más de dos clases de individuos eran bajos si el estudio requería la identificación de los excrementos en todos los puntos de muestreo, como en el caso de las estimas de abundancia y de los estudios de selección de hábitat. Sin embargo, en los estudios de dieta, en los que los excrementos pueden ser seleccionados, la dispersión de los valores de las medidas se reduce y, por ende, el porcentaje de clasificación correcta puede llegar a ser muy alto. En todo caso, los estudios basados en este material requieren de un muestreo representativo de la composición y estructura de la población, así como de los hábitats disponibles, en el caso de que existan diferencias intrapoblacionales en las estrategias alimentarias o de uso del espacio.
- El ciervo, con una densidad muy elevada, se extendió por todo el área de estudio y se solapó con el gamo en la raña y con el corzo en el monte. La sex-ratio de ciervo y de gamo en otoño de 1986 era de 1,85 hembras por cada macho de ciervo y de 1,63 hembras por cada macho de gamo.

- En las dietas del ciervo, del gamo y del corzo, obtenidas a partir del análisis de los restos vegetales de los excrementos, dominaron los elementos leñosos sobre los herbáceos. No obstante, sus dietas se ajustaron a la ordenación trófica propuesta por Hoffman en 1973 en función de la anatomía digestiva de cada especie. Coincidiendo con esta ordenación, el ciervo se caracterizó por una dieta generalista (69% de componentes leñosos y 27% de herbáceas), intermedia entre la dieta del gamo, más pastadora (53% de leñosas y 40% de herbáceas), y la del corzo, más ramoneadora (80% de leñosas frente a un 20% de herbáceas).
- La dieta de las tres especie varió principalmente entre estaciones, pero en la de ciervo y gamo pudieron apreciarse también diferencias intrapoblacionales. Las relaciones de competencia interespecífica e intrapoblacional establecidas como consecuencia de la interacción entre las variaciones en la disponibilidad y calidad del alimento, requerimientos y preferencias tróficas, el tamaño y estructura de las poblaciones y las pautas reproductoras de cada especie, determinaron la distribución de los animales en el espacio y las estrategias alimentarias y sociales.
- El corzo, a diferencia del ciervo y del gamo no manifestó un comportamiento gregario. La estructura social del ciervo y del gamo coincidió en la formación de harenes en la época de celo y difirió en la dominancia de los tipos de grupos el resto del año. No hubo segregación completa de sexos fuera de la época de celo. El tamaño de grupo disminuyó en el ciervo paralelamente al aumento de la cobertura y altura del matorral, por lo que fue menor en el monte que en la raña. También se encontraron diferencias entre hábitats en los tamaños de grupo del gamo, encontrándose los más grandes en los hábitats más abiertos de dehesas y pastos, como en el ciervo. El ciervo completó su estructura social con la formación temporal de grandes grupos mixtos fuera de la época de celo en las áreas más abiertas, optimizando así el aprovechamiento de los pastizales. Los grupos de ciervo más abundantes fueron los matrilineales y los mixtos; en el gamo, los de machos, excepto en otoño e invierno, en que dominaron los mixtos.

- La amplitud de uso del hábitat por el ciervo y el gamo fue baja, indicando un uso selectivo del espacio, que se diferenció en distintas estrategias intrapoblacionales. La mayor amplitud se encontró en Las Navas, sector de máxima producción y calidad herbácea del área de estudio y de mayor disponibilidad de quercíneas de la raña. Allí se produjo el máximo solapamiento entre ambas especies como consecuencia de la preferencia por este sector mostrada por el gamo en general, y por los grupos mixtos y matrilineales de ciervo, y, por tanto, la máxima intensidad de uso por la concentración de las mayores densidades de individuos. Este patrón de distribución fue determinado en el ciervo, por los requerimientos nutritivos de las hembras y, especialmente, de las crías, que consumieron más herbáceas y menos leñosas que los adultos.
- Las especies más consumidas por el corzo fueron *Quercus rotundifolia* y *Arbutus unedo*; por el ciervo *Q. rotundifolia*, *Phillyrea angustifolia* y *Cistus ladanifer*; y por el gamo *Q. rotundifolia* y *Pinus* spp. Los hábitats más importantes para el ciervo por su constancia e intensidad de uso a lo largo del año fueron el pinar con sotobosque (en la umbría, un sector del monte), el monte alto y los fondos de valle (en estos dos últimos coincidiendo con el corzo), los pinares con matorral, las dehesas claras sobre pastizales y los cultivos. Los más importantes para el gamo fueron los cultivos, los pinares sobre pastos sin matorral y las dehesas más densas.
- En otoño, la mayor densidad de harenes, tanto de ciervo como de gamo, se registró en Las Navas (sector de la raña con mayor disponibilidad herbácea y con estrato arbustivo y arbóreo de quercíneas). Los ciervos consumieron principalmente plantas con frutos carnosos (*P. angustifolia*, *Crataegus monogyna* y *Rubus ulmifolius*, además de *Quercus* spp.); la riqueza y amplitud de nicho trófico fue mínima en los machos, que concentraron su esfuerzo en la defensa de los harenes; ocuparon principalmente las dehesas del río de las Navas y, en menor medida, las vaguadas del monte, especialmente de la umbría, donde la dieta fue más diversa. Por el contrario, la dieta de los machos de gamo tuvo una diversidad trófica máxima, pero también fue especialmente energética y nutritiva (*Juniperus oxycedrus*, *C. monogyna* y *Cytisus striatus*, además de *Q. rotundifolia*), y su similitud fue

mínima con el resto de clases de individuos; se segregaron de los ciervos ocupando preferentemente las dehesas más densas de Las Navas. El pasto, especialmente de gramíneas, combinado con la bellota y las hojas y tallos de arbustos, proporcionaron la mayor parte de los principios nutritivos requeridos durante el celo. No se encontraron grupos de hembras sin crías o hembras solitarias de gamo, dado que formaban parte de los harenes, mientras que las de ciervo utilizaron especialmente los cultivos. La dieta del corzo se caracterizó por el alto consumo de *R. ulmifolius*, el máximo de pasto y el consumo de hojas de rebollo exclusivamente en esta época, indicando un uso mayoritario de los fondos de valle.

- En invierno, se invirtió la tendencia en la riqueza y amplitud de dieta de los ciervos: en los machos se incrementó, mientras que en las hembras y crías descendió, incluso por debajo de las medias anuales. Todos seleccionaron las leñosas con mayor intensidad que en otras épocas. Sólo en esta estación se encontraron diferencias significativas en la selección de hábitats entre grupos de ciervos. En Las Navas se registraron todavía mayores densidades que en otoño por la reunión de grandes grupos mixtos y la mayor parte de los matrilineales, los primeros en los cultivos, y los segundos en los pinares con y sin matorral. El resto de grupos se distribuyeron sobre todo por el monte. La amplitud trófica en el gamo fue mínima y la similitud de dietas máxima, por un mayor uso común del estrato herbáceo, máximo en sus áreas de campeo. También los gamos utilizaron especialmente los cultivos. Pero, además, los grupos mixtos seleccionaron el río de las Navas y las dehesas más densas de Las Navas, mientras que los matrilineales y grupos de machos seleccionaron las dehesas más claras del Bermú (sector de la raña en tratamiento forestal). Ambas especies se segregaron en una combinación sector-hábitat y rotaron los pastos para optimizar su producción.
- En los machos adultos de ciervo se encontró una relación entre la dieta y el uso del hábitat, y entre estos factores y la morfología, en invierno. El tamaño de la cuerna, mejor que su peso, definió presumiblemente el rango de dominancia y se asoció al uso del monte alto de *Erica arborea* y *Arbutus unedo* por los machos más grandes, solitarios o preferentemente

formando parte de los grupos de machos, mientras que con la reducción del tamaño, los machos, integrados en grupos mixtos o matrilineales, diversificaban la dieta y consumían especies que indicaban el uso de áreas abiertas de la raña y del piedemonte. Estos resultados apuntan la existencia de una competencia invernal en los machos de ciervo, que se segregan tróficamente en función de su estatus jerárquico mediante la selección de distintos hábitats y la integración en distintos grupos sociales.

- En primavera aumentó la riqueza y amplitud de dieta del ciervo, del gamo y del corzo, paralelamente al incremento cualitativo y cuantitativo de la disponibilidad trófica, lo que favoreció el consumo de los alimentos preferidos en condiciones de menor competencia. En el ciervo, la tasa de consumo pasto/leñosas en crías fue máxima y en los machos mínima, como en el corzo; el solapamiento en el uso del hábitat entre ambas especies también fue mínimo. Los ciervos continuaron formando agregaciones de alimentación, sobre todo en las vaguadas de la umbría y en el Bermú, mientras que los grupos más abundantes, los matrilineales, seleccionaban el río de las Navas y los pinares con matorral mayoritariamente. Los demás seleccionaron el monte, destacando la relevancia de la solana en esta estación, especialmente para las hembras solitarias, posiblemente relacionada con los requerimientos de la paridera. En el gamo, los grupos mixtos fueron ya escasos; los grupos matrilineales y de machos hicieron un elevado uso de los cultivos, que combinaron con pinares sin matorral y dehesas abiertas en el Bermú los primeros, y con dehesas y pinares densos en Las Navas los segundos, posiblemente como refugio frente al desmogue.
- En verano, ciervo y gamo presentaron una mínima amplitud de dieta y el máximo solapamiento en el uso del hábitat, al coincidir en el aprovechamiento de una gran cantidad de paja en los cultivos recién abiertos. Sin embargo, el gamo solo seleccionó los cultivos en el Bermú, y no en las Navas, en respuesta a la mejor calidad de sus hábitats. Los cultivos fueron utilizados principalmente por los grupos matrilineales y mixtos de ambas especies y por los machos solitarios de ciervo. Por otra parte, los matorrales, seleccionados en especial por las hembras solitarias de ciervo, como en primavera, aportaron suficiente

cobertura frente al calor, ya que los fondos de valle solo se seleccionaron en la solana, mas xérica que la umbría y la raña.

- En primavera y verano se encontró un aumento del solapamiento para el ciervo y el gamo en el uso del hábitat a última hora de la tarde, especialmente en Las Navas. En estas épocas descendía la actividad en las horas centrales del día. Sin embargo, en otoño e invierno no se apreciaron diferencias significativas en la actividad entre periodos del día.
- La disponibilidad de alimento natural fue insuficiente para satisfacer los requerimientos nutritivos de las poblaciones de cérvidos, como se deduce de los siguientes indicios: 1) mucho mayor consumo de cereal por los machos de ciervo que por otras clases de individuos en la época de celo; 2) consumo invernal preferente de las hojas secas de *Q. pyrenaica* y *Q. faginea* y acículas de pino por parte de los machos de ciervo, especialmente de los de mediano y pequeño tamaño, mientras que las hembras y las crías ingerían mayores cantidades de *A. unedo* y *C. striatus*; 3) ciervos, gamos y corzos compensaron, durante el invierno, el decremento acelerado de la biomasa de pasto con un incremento paralelo en el consumo de cereal, alimento que en condiciones favorables de abundancia es seleccionado negativamente frente al estrato herbáceo natural; 4) los machos de ciervo incrementaron en verano el consumo de gramíneas, por encima del de otras épocas y del de hembras y crías, a pesar de haber perdido ya su valor nutritivo. Los resultados sugieren la existencia de dos épocas de déficit alimentario, probablemente como consecuencia de las altas densidades de ciervos, el invierno y el verano, con efectos más acusados en la población de ciervos que en las de gamo y corzo, lo que se manifestó en una mejor calidad de la dieta de las hembras que de los machos de ciervo. Ello fue corroborado por la mejora de la cuerna de los machos de ciervo al reducir la densidad de individuos y, por ende, la presión sobre la disponibilidad trófica.
- En primavera, en condiciones de máxima calidad y cantidad de recursos tróficos, los animales fueron generalistas. Sin embargo, en condiciones de escasez de recursos, la amplitud de dieta fue mínima, aunque se mostraron dos respuestas distintas: 1) baja

similitud de dietas y segregación en el espacio por la máxima selección de recursos, entre especies y entre clases de individuos en el ciervo, pero concentración del gamo, en invierno; y 2) alta similitud de dietas y solapamiento inter e intraespecífico en el uso de los hábitats en verano, para el aprovechamiento de la nueva biomasa disponible en los cultivos.

- Los Planes Técnicos de Caza elaborados entre 1986 y 1998 con la finalidad de reducir la densidad e igualar la sex-ratio de la población de ciervos no se cumplieron adecuadamente. Los cupos de extracción fueron inferiores a los previstos y no respetaron la distribución entre sexos fijada, lo que explica la falta de una tendencia clara en los parámetros demográficos. Después de 12 años, la densidad es superior a la de 1986 y la sex-ratio, que llegó a equilibrarse en 1993, se encuentra en la proporción inicial, a favor de las hembras.
- En el período en que el manejo fue más estable (1990-1996), el incremento en las extracciones de hembras provocó una disminución de la densidad de población y un aumento del número de machos. Así mismo, la tasa de natalidad tendió a disminuir como consecuencia de la extracción de las hembras más productivas.
- Las variaciones en los parámetros demográficos entre 1986 y 1998 se acompañaron de cambios en la condición corporal de los individuos. Los cambios más notorios se manifestaron en el tamaño de la cuerna, que aumentó al disminuir la densidad y aumentar la proporción de machos en la población, tanto en los machos selectivos (los extraídos por su menor calidad de trofeo) como en el resto. También incrementó el índice de grasa perirrenal de estos últimos.
- Las cuernas experimentaron una mejora continua entre 1986 y 1998, a diferencia del resto de los índices de condición corporal, debido probablemente al efecto persistente del manejo hasta 1996 y, quizá también, a la mejora de pastizales efectuada en los últimos años.

- Los machos selectivos tuvieron cuernas de menor tamaño que el conjunto de todos los machos, y su desarrollo fue menos armónico. El número de puntas, que junto con la longitud total de la cuerna respondió significativamente a los cambios demográficos en los últimos, no respondió en el caso de los machos selectivos, por lo que por debajo de un determinado umbral de condición corporal el número de puntas puede no ser un buen indicador de la misma.
- Las hembras respondieron de forma inmediata a los cambios ambientales, de manera que fueron capaces de aprovechar con ventaja, con respecto a los machos, los incrementos en la productividad del medio, obteniendo con ello mejoras en su condición corporal. Por el contrario, los machos mejoraron su condición corporal coincidiendo con cambios estructurales en la población que producen un incremento sostenido importante de la disponibilidad alimentaria. No obstante, esta respuesta no se observó en el caso de los machos subordinados, de peor condición corporal, que respondieron a los cambios ambientales en forma similar a las hembras, por medio de un aprovechamiento marginal de los recursos.
- La natalidad se asoció positivamente a la mejora de la condición corporal de los machos, favoreciendo la inversión parental y el estado de la población en su conjunto.

RECOMENDACIONES APLICADAS A LA GESTIÓN

Quintos de Mora constituye un magnífico ejemplo de herbivorismo en el Mediterráneo, claramente representativo de las condiciones ambientales y demográficas propias de amplias regiones dedicadas a la caza mayor en la mitad sur de nuestro país. Esta situación debería ser aprovechada para ampliar el conocimiento sobre las poblaciones de herbívoros de estas regiones en general, y para orientar la gestión de esta finca del Estado en particular. En este contexto, los estudios realizados en el transcurso de esta Tesis han profundizado en el conocimiento que hasta entonces se tenía de la ecología de los cérvidos y, concretamente, del comportamiento de las poblaciones de Quintos de Mora en relación con las condiciones ambientales y la gestión realizada sobre las poblaciones y el hábitat. Sus resultados permiten ofrecer una serie de directrices de manejo y seguimiento en beneficio de la conservación de las especies aquí tratadas y un mejor aprovechamiento de las mismas. Las más destacables son :

- La planificación del muestreo, concretamente el diseño de los censos y el tamaño de muestra, son de importancia radical para la fiabilidad de los resultados. Todo el material recolectado debe responder a un muestreo representativo de los hábitats existentes y de la estructura de las poblaciones, con objeto de evitar valoraciones sesgadas de la realidad.
- El diseño de los censos debe tener en cuenta las variaciones en la detectabilidad de los individuos, como consecuencia de la estructura de los hábitats, así como las variaciones en el uso de los mismos por parte de las especies y de las distintas clases de individuos dentro de cada población. El esfuerzo de muestreo debe ajustarse al tamaño y dificultades de detección de cada población. En el caso del corzo es preferible combinar los transectos con conteos simultáneos.
- Para el cálculo del tamaño y estructura de la población se recomienda realizar los conteos en otoño, utilizando el conjunto de los datos de todos los censos realizados. Así mismo, es conveniente unir los censos de la mañana y de última hora de la tarde si se desea obtener

información sobre el uso del hábitat, dado que el período horario influye en los patrones de distribución en el espacio.

- Como la gestión de Quintos de Mora está orientada a un aprovechamiento cinegético de calidad, y en aras de la conservación general de los hábitats y especies silvestres autóctonas, es importante que el déficit alimentario, que afecta especialmente a la población de ciervos, sea paliado mediante las extracciones necesarias para reducir drásticamente su densidad e igualar la razón de sexos. Los Planes Técnicos de Caza deben cumplirse en el futuro para optimizar la eficacia de los medios de gestión y los objetivos perseguidos.
- Es necesario mantener un seguimiento del estado de las poblaciones, que comprenda estimas del tamaño y estructura de la población, la condición corporal y el uso del hábitat. A estos efectos, es preferible utilizar la tasa de natalidad basada en el total de hembras adultas y no en el total de hembras, ya que las hembras de menos de dos años retrasan los partos. También se recomienda la obtención de un índice de abundancia y el análisis del uso del hábitat de los machos de ciervo en invierno, por clases de tamaño de las cuernas, en función del número de puntas, como indicadores de la condición corporal y eficacia de la población.
- Por último, es aconsejable dirigir el manejo del hábitat para favorecer formaciones de dehesa autóctonas en la raña, en un mosaico de coberturas entre un 10 y un 40%, mejorando el pasto natural e intercalando áreas con matorral. A menos que la densidad de población se reduzca drásticamente, es conveniente complementar con siembras de cereal, mejor de cebada que de avena, como se dedujo del uso exclusivo de cebada por el corzo y el mayor consumo en invierno por el ciervo y el gamo. En las laderas se debe recuperar el monte alto a expensas de los pinares, manteniendo rodales de matorral.
- La presencia del corzo en Quintos de Mora puede considerarse de carácter emblemático por estar en una situación biogeográfica marginal. Por ello, debe darse prioridad a su conservación, con medidas como las anteriormente citadas y, especialmente, favoreciendo la conservación de las vaguadas y fondos de valle, que en ningún caso deben inundarse para

incrementar la disponibilidad de agua, dado que constituyen un hábitat muy importante para esta especie, así como para el desarrollo del comportamiento de celo del ciervo.



BIBLIOTECA